

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNIDAD DE POSGRADO

“Análisis taxonómico del ratón orejón andino *Phyllotis andinum* Thomas 1912 (rodentia: cricetidae)”

TESIS

Para optar el Grado Académico de Magister en Zoología con mención en
Sistemática y Evolución

AUTOR

Edgardo Manuel Rengifo Vásquez

Lima – Perú

2014

AGRADECIMIENTOS

A mis padres, Nelly Vásquez y Francisco Rengifo y a mis hermanos Wendy, Francisco y Gerald, por estar siempre en cada meta que me propongo.

A Natali Hurtado por su constante apoyo tanto en lo académico como en lo personal.

Al Dr. Víctor Pacheco por su asesoramiento tan detallado y su paciencia para el desarrollo del trabajo.

A mis amigos del Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos por compartir sus conocimientos y su tiempo.

A Los curadores de los Museos Norteamericanos por permitir la revisión de especímenes, especialmente a J.L. Patton del Museum of Vertebrate Zoology (MVZ) una muy noble persona que fue clave para la financiación del viaje a Berkeley, California, US; a Bruce Patterson del Field Museum of Natural History (FMNH) por el préstamo y envío las muestras de Amazonas y Ecuador, a Robert Voss del American Museum of Natural History (AMNH), por permitir revisar muestras Ecuatorianas, a Paul M. Velazco por brindarme hospedaje durante mi estadía en New York.

INDICE GENERAL

RESUMEN	vii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUCCION.....	1
2. ANTECEDENTES	4
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS	7
3.1. HIPÓTESIS	7
3.2. OBJETIVOS.....	7
3.2.1. GENERAL.....	7
3.2.2. ESPECÍFICOS.....	7
4. MATERIALES Y MÉTODOS	8
4.1. Muestras y procedencia	8
4.2. Análisis morfológico.....	10
4.3. Análisis morfométrico	12
4.3.1. Análisis de variación no geográfica	14
4.3.2. Análisis de variación geográfica	14
5. RESULTADOS.....	15
5.1. Análisis morfológico.....	15
5.2. Análisis morfométrico	53
5.2.1. Análisis de variación no geográfica	55
5.2.2. Análisis de variación geográfica	55
6. DISCUSIÓN	58
7. CONCLUSIÓN.....	63
8. RECOMENDACIONES	63
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64
GACETERO.....	73
ABREVIATURAS	80

INDICE DE ANEXOS

ANEXO 1 Resumen del análisis multivariado de la varianza realizada a cada una de las UTOs.	82
ANEXO 2 Test de Turkey empleado entre diferentes clases de edad por las 20 variables por cada de <i>Phyllotis andium</i>	83

INDICES DE TABLAS

Tabla 1. Diferencias morfológicas entre <i>Phyllotis andium</i> “sensu stricto”, <i>P. andium</i> “amazonas” y <i>P. andium</i> “occidental”	17
Tabla 2. Promedio de medidas de <i>Phyllotis andium</i> “sensu stricto”, <i>P. andium</i> “amazonas”, <i>P. andium</i> “occidental”, <i>P. pearsoni</i> , <i>P. amicus</i> y <i>P. gerbillus</i>	23
Tabla 3. Medidas de la serie tipo de <i>Phyllotis andium</i> “occidental” de Huarochirí, Huarochiri, Lima, Perú.	44
Tabla 4. Numero de especímenes por edad de cada UTO usados en los análisis morfométricos	53
Tabla 5. Resultados mostrando el nivel de significancia del Test univariante de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk para cada uno de las UTOs y de las 20 variables analizadas.	54
Tabla 6. Peso de los tres primeros factores extraídos del análisis de componentes principales (CP) de 20 variables por cada uno de las UTOs.	56

INDICES DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de las 92 localidades de colecta de <i>Phyllotis andium</i> usados en este estudio.	9
Figura 2. Mapa de los rangos de distribución de las UTOs resultantes del análisis morfológico. <i>Phyllotis andium</i> “sensu stricto”, <i>P. andium</i> “amazonas” y <i>P. andium</i> “occidental”	16
Figura 3. Comparación de la base del pelaje dorsal entre <i>P. andium</i> “sensu stricto”, <i>P. andium</i> “amazonas” y <i>P. andium</i> “occidental”.	18
Figura 4. Comparación de la longitud de la cola entre <i>P. andium</i> “sensu stricto”, <i>P. andium</i> “amazonas” y <i>P. andium</i> “occidental”.	19
Figura 5. Comparación de la vista dorsal del cráneo de <i>P. andium</i> “sensu stricto”, <i>P. andium</i> “amazonas” y <i>P. andium</i> “occidental”.	20
Figura 6. Comparación de la región palatal, basioccipital y ectotimpánica de <i>P. andium</i> “sensu stricto”, <i>P. andium</i> “amazonas” y <i>P. andium</i> “occidental”	21
Figura 7. Comparación de la hilera molar superior e inferior de <i>P. andium</i> “sensu stricto”, <i>P. andium</i> “amazonas” y <i>P. andium</i> “occidental”.	22
Figura 8. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo y mandibular de <i>Phyllotis andium</i> “occidental” (MUSM 547).	42
Figura 9. Vista dorsal y ventral de la piel de <i>Phyllotis andium</i> “occidental” (MUSM 547).	43
Figura 10. Proyección de los score de especímenes para los componentes 1 versus 2 (arriba) y 1 versus 3 (abajo), extraídos de análisis de componentes principales, comparando <i>Phyllotis andium</i> “sensu stricto”, <i>Phyllotis andium</i> “amazonas” y <i>Phyllotis andium</i> “occidental”.	57

RESUMEN

El ratón orejón andino, *Phyllotis andium* Thomas 1912, es un roedor sigmodontino de tamaño mediano que se distribuye desde Tungurahua en Ecuador, a través de los Andes, hasta Lima en Perú, incluyendo la margen derecha del río Marañón; actualmente *P. andium* es considerado como una especie monotípica, no obstante existen variaciones morfológicas que sugieren que este taxón es un complejo de especies; por tal motivo, en este trabajo se llevó a cabo un análisis morfológico y morfométrico, con el propósito de resolver la situación taxonómica de esta especie. Para tal fin fueron examinados 330 especímenes procedentes de 92 localidades, abarcando todo el rango de distribución. Para el análisis morfológico se realizó un examen visual de características externas y cráneo-dentales con la finalidad de determinar diferencias entre las poblaciones y, posteriormente, agruparlas en Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs) según sus similitudes morfológicas y cercanía geográfica; para el análisis morfométrico se tomaron 20 medidas cráneo-dentales, se analizó la variación no geográfica para determinar el efecto de la edad y sexo para cada una de las UTOs, luego se analizó la variación geográfica mediante el Análisis de componentes Principales (ACP). Como resultado *P. andium* es separado en tres UTOs, la primera corresponde a *P. andium* “sensu stricto”, la cual se distribuye desde Tungurahua en Ecuador hasta Huánuco en Perú; la segunda *P. andium* “amazonas” distribuida a la margen derecha del río Marañón en el departamento de Amazonas, y la tercera *P. andium* “occidental” la cual se distribuye en la vertiente occidental de los andes, desde Ancash hasta Lima. Fueron identificados dos barreras geográficas: el valle del río Marañón, que separa *P. andium* “sensu stricto” de *P. andium* “amazonas”, y la Cordillera blanca que separa *P. andium* “sensu stricto” de *P. andium* “occidental”. En base a estas evidencias, se

sugiere que la diversificación de estos tres UTOs está relacionada a los eventos de orogenia de los Andes.

Palabras clave: Andes, Cordillera Blanca, Marañón, morfología, morfometría, *Phyllotis*, Taxonomía.

ABSTRACT

The Andean Leaf-eared Mouse, *Phyllotis andium* Thomas 1912 is a medium-size sigmodontine rodent that occurs from Tunguhuara in Ecuador, through the Andes, to Lima in Peru, including west bank of Marañón river. Currently is considered as monotypic species; however morphological variations suggests that this taxon is a species complex, for this reason, carried out a morphological and morphometric analysis, in order to resolve the taxonomic status of this species. 330 specimens from 92 localities were examined. The morphological analysis consisted in the visual examination of external and cranial-dental morphology, intended to find differences within populations and grouped them in Operational Taxonomic Units (OTU) in concordance with morphological similarity and geographic proximity. To morphometric analysis, 20 measurements cranial-dental were taken, was analyzed the non-geographical variation to determine the effect of age and sex to each of the OTUs, then geographic variation was analyzed by means of Principal Component Analysis (PCA). As results *P. andium* is separated in three OTUs, the first correspond to *P. andium* “sensu stricto”, from Tunguhuara in Ecuador to Huánuco in Peru, the second *P. andium* “amazonas” that inhabit west bank of Marañón river in the Amazonas department, and the third *P. andium* “occidental” on western slope of Peruvian Andes from Ancash and Lima. Two geographical barriers were identified: the Marañón river basin, which separates *P. andium* “sensu stricto” to *P. andium* “amazonas”, and the cordillera Blanca, which separates *P. andium* “sensu stricto” to *P. andium* “occidental”. Based on this evidence, suggest that diversification of this OTUs is related to Andean orogeny event

Key words: Andes, Cordillera Blanca, Marañón, morphology, morphometric, *Phyllotis*, Taxonomy.

1. INTRODUCCION

Phyllotis es un género de roedor que se distribuye desde Ecuador por el norte, a través de la cordillera de los andes, hasta el estrecho de Magallanes entre Chile y Argentina por el sur (Tirira, 2007; Pardiñas *et al.*, 2009); taxonómicamente está clasificado dentro de Tribu Phyllotini, Familia Cricetidae, Orden Rodentia (Salazar-Bravo *et al.*, 2013) y en la actualidad son reconocidas 16 especies (Musser y Carleton, 2005; Jayat *et al.*, 2007; Steppan, *et al.*, 2007; Ferro *et al.*, 2010, Pacheco *et al.*, 2014), las cuales habitan diferentes tipos de ecosistemas y pisos altitudinales que van desde el nivel del mar hasta más de 5000 m de altitud (Herskovitz, 1962). *Phyllotis* ha sido estudiado en diversos campos de la biología, como morfología (Pearson, 1958; Herskovitz, 1962; Steppan, 1995), citogenética (Pearson, 1972; Pearson y Patton, 1976), sistemática molecular (Steppan, 1998; Steppan *et al.*, 2007) y ecología (Lima y Jaksic, 1999; Arana *et al.*, 2002; Crespin y Lima, 2006; López-Cortez, 2007); relacionado a la taxonomía existen dos estudios clásicos de Pearson (1958) y Herskovitz (1962) quienes revisan todo el género, además, en los últimos años, tres nuevas especies fueron descritas, dos de Argentina (Jayat *et al.*, 2007; Ferro *et al.*, 2010) y una de Perú (Pacheco *et al.*, 2014), lo cual nos sugiere que aún faltan estudios taxonómicos para clarificar los límites de especies dentro de este género.

Una de las especies del género *Phyllotis* es el ratón orejón andino, *Phyllotis andium* Thomas 1912, roedor de mediano tamaño, que se distribuye desde la provincia de Tungurahua en Ecuador, a través de los andes, hasta el departamento de Lima en Perú, incluyendo la margen derecha del río Marañón (Musser y Cartelon, 2005). *P. andium* ha sido encontrado principalmente en hábitats de matorral (Pearson, 1972; Arana *et al.*, 2002; Cerro, 2005) desde los 200 a 4800 m de altitud

(HersHKovitz 1962); el conocimiento sobre la historia natural de esta especie es escasa y limitada a estudios de reproducción, densidad y dieta. Arana *et al.* (2002) menciona que la estación de reproducción de las poblaciones de *P. andium* en las Lomas de Lachay se da entre Julio y Octubre (con hembras preñadas) y su densidad varía entre 0 a 3 individuos por hectárea. Pizzimenti y De Salle (1980) realizaron análisis de la alimentación, llegando a la conclusión que esta especie tiene una dieta omnívora, compuesta principalmente de hojas, hierbas, insectos y semillas.

Phyllotis andium fue descrito basado sobre una serie de especímenes procedentes de la localidad de Cañar, ubicado en la Provincia de Cañar en Ecuador (Thomas, 1912); entre las principales características morfológicas destacan el tamaño de la oreja, más pequeña a otras especies del género *Phyllotis*, los incisivos superiores con orientación ortodonte, el cráneo con rostro corto, la región interorbital angosta con los márgenes supraorbitales cuadrados y agudos (Pearson, 1958; HersHKovitz, 1962).

Según Pearson (1958) y HersHKovitz (1962), *Phyllotis andium* es una especie monotípica, actualmente ninguna subespecie es reconocida, sin embargo cuatro taxa son considerados como sinónimos: *melanius*, *stenops*, *tamborum* y *fruticicolus* (Musser y Carleton, 2005); no obstante, algunas variaciones morfológicas fueron observadas entre las poblaciones, Pearson (1958) menciona que especímenes del departamento de Amazonas tienen la cola más larga, así mismo especímenes de Ecuador muestran supraorbitales más agudos; por su parte HersHKovitz (1962) menciona que especímenes de Lima tienen una espina medial sobre el borde del paladar bien desarrollada, la cual es poco notorio o ausente en las demás poblaciones, además que especímenes del departamento de Lambayeque son más

pequeños; según Zeballos y Vivar (2010) *P. andium* sería un complejo de especies que necesita una revisión taxonómica más profunda.

En este trabajo se llevó a cabo una revisión de las poblaciones del ratón orejón andino *Phyllotis andium* Thomas 1912; para tal fin fueron examinados 330 especímenes procedentes de 92 localidades mediante un análisis morfológico y morfométrico con el propósito de resolver la situación taxonómica de las poblaciones asignadas a esta especie.

2. ANTECEDENTES

La historia del género *Phyllotis* comenzó con la colecta de dos individuos por Charles Darwin durante la expedición del Beagle, uno proveniente del occidente de la Patagonia y otro de Coquimbo de la costa central de Chile, el primer nombre asignado a estos especímenes fue “Pericotes”, actualmente son llamados *P. xanthopygus* y *P. darwini* respectivamente (Steppan, 1998). A la fecha se reconocen 16 especies del género *Phyllotis* (Pacheco *et al.*, 2014), sin embargo no se descarta la posibilidad de que este número sea mucho mayor (Jayat *et al.*, 2007; Ferro *et al.*, 2010; Pacheco *et al.*, 2014).

Waterhouse (1837) fue quien nombró y describió el género *Phyllotis* en base a especímenes procedentes de América del sur, siendo una de las características más resaltantes el largo de las orejas; posteriormente, y gracias a las expediciones realizadas en el continente sudamericano entre finales de 1800 e inicios de 1900, fueron descubiertas nuevas especies y subespecies pertenecientes a este género; destacan las publicaciones de Thomas (1884; 1900; 1912, 1913, 1916; 1926a, 1926b), Gyldenstolpe (1932), Tate (1932), Cabrera y Yepes (1940), Ellerman (1941), y Osgood (1914; 1915; 1943; 1944; 1947), a pesar de estas contribuciones, la taxonomía de las especies era confusa, es así que Pearson (1958) realiza la primera revisión completa de todo el género, examinando alrededor de 2900 especímenes depositados en diversos museos, en ese estudio reconoce 12 especies agrupadas en cuatro subgéneros: *Phyllotis*, *Graomys*, *Auliscomys* y *Locodontomys*, también excluye a *Galenomys* y *Paralomys* como géneros diferentes, luego Hershkovitz (1962) también revisa el género pero no reconoce a los subgéneros anteriormente nombrados y reconoce 13 especies para *Phyllotis*;

años más tarde Pearson (1972) realiza estudios citogenéticos separando a *Auliscomys* y *Graomys* como géneros distintos de *Phyllotis*; después de estas revisiones el género no sufrió mayores modificaciones; los análisis de Braun (1993) y Steppan (1993,1995) son los estudios filogenéticos morfológicos más recientes del género; actuales estudios en base a evidencia molecular usando genes mitocondriales y nucleares (Steppan *et al.*, 2007, Ferro *et al.*, 2010) confirman la monofilia del género y que éste está conformando por 3 grandes clados y los nombra 1) grupo *amicus/andium*, 2) grupo *xanthopygus* y 3) grupo *osilae*.

Uno de los clados encontrados en el análisis filogenético de Steppan *et al.* (2007): el “grupo *amicus/andium*”, el cual está representado por cuatro especies: *P. andium*, *P. gerbillus*, *P. amicus* y *P. pearsoni*. Las cuatro se distribuyen en los andes del norte de Perú y parte de Ecuador. De las cuatro especies mencionadas, *Phyllotis andium*, es la que tiene una distribución más amplia y variaciones morfológicas más notorias, esta fue descrita por Thomas (1912) siendo su localidad tipo Cañar, Provincia de Cañar en Ecuador, posteriores colectas en territorio ecuatoriano y peruano, evidencio que esta especie tenía una distribución mayor, habitando desde Tungurahua en Ecuador hasta Lima en Perú (Hershkovitz 1962); en la actualidad se reconocen cuatro sinónimos para *P. andium* (*melanius*, *stenops*, *tamborum* y *fruticicolus*). *P. melanius* fue descrito por Thomas (1913), pero Pearson (1958) notó que el holotipo fue erróneamente asignado a una piel de *Akodon aerosus* y un cráneo de *P. andium*. *P. tamborum* y *P. andium stenops* fueron descritos por Osgood (1914) pero Thomas (1926a, 1926b) indicó que no existen diferencias para separarlas de *P. andium*. *P. fruticicolus* fue descrito por Anthony (1922), sin embargo Pearson (1958) observó que los especímenes usados en la descripción eran juveniles indistinguibles de *P. andium*.

Los primeros en realizar revisiones taxonómicas más detalladas en *P. andium* fueron Pearson (1958) y Hershkovitz (1962), quienes mencionan la existencia de variación geográfica, sin embargo estas observaciones no ha sido apoyadas o rechazadas por modernos estudios; en la actualidad falta una revisión que permita resolver la taxonomía de esta especie (Zeballos y Vivar 2010).

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1. HIPÓTESIS

La variación morfológica presente en el ratón orejón andino, *Phyllotis andium*, relacionado a la distribución geográfica, sugiere que este taxón estaría conformado por un complejo de especies

3.2. OBJETIVOS

3.2.1. GENERAL

El presente estudio busca resolver la situación taxonómica de las poblaciones asignadas a *Phyllotis andium* a lo largo de su distribución,

3.2.2. ESPECÍFICOS

Establecer diferencias morfológicas entre las poblaciones de *Phyllotis andium*, para determinar Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs)

Evaluar la variación morfométrica, mediante análisis no geográficos y geográficos entre las UTOs de *Phyllotis andium*.

Determinar la distribución geográfica de cada uno de los grupos resultantes.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Muestras y procedencia

Se examinaron 330 especímenes de *Phyllotis andium* provenientes de 92 localidades (Fig. 1), además se revisó especímenes de *P. gerbillus*, *P. amicus* y *P. pearsoni* (Ver Gacetero). Los especímenes usados en este estudio se encuentran depositados en los siguientes museos:

AMNH: American Museum of Natural History, New York, USA.

FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago, USA. ;

MVZ: Museum of Vertebrate Zoology, University of California- Berkeley, California, USA.

MUSM: Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima Perú. (Incluye especímenes de PCP- Programa del Control de Peste).

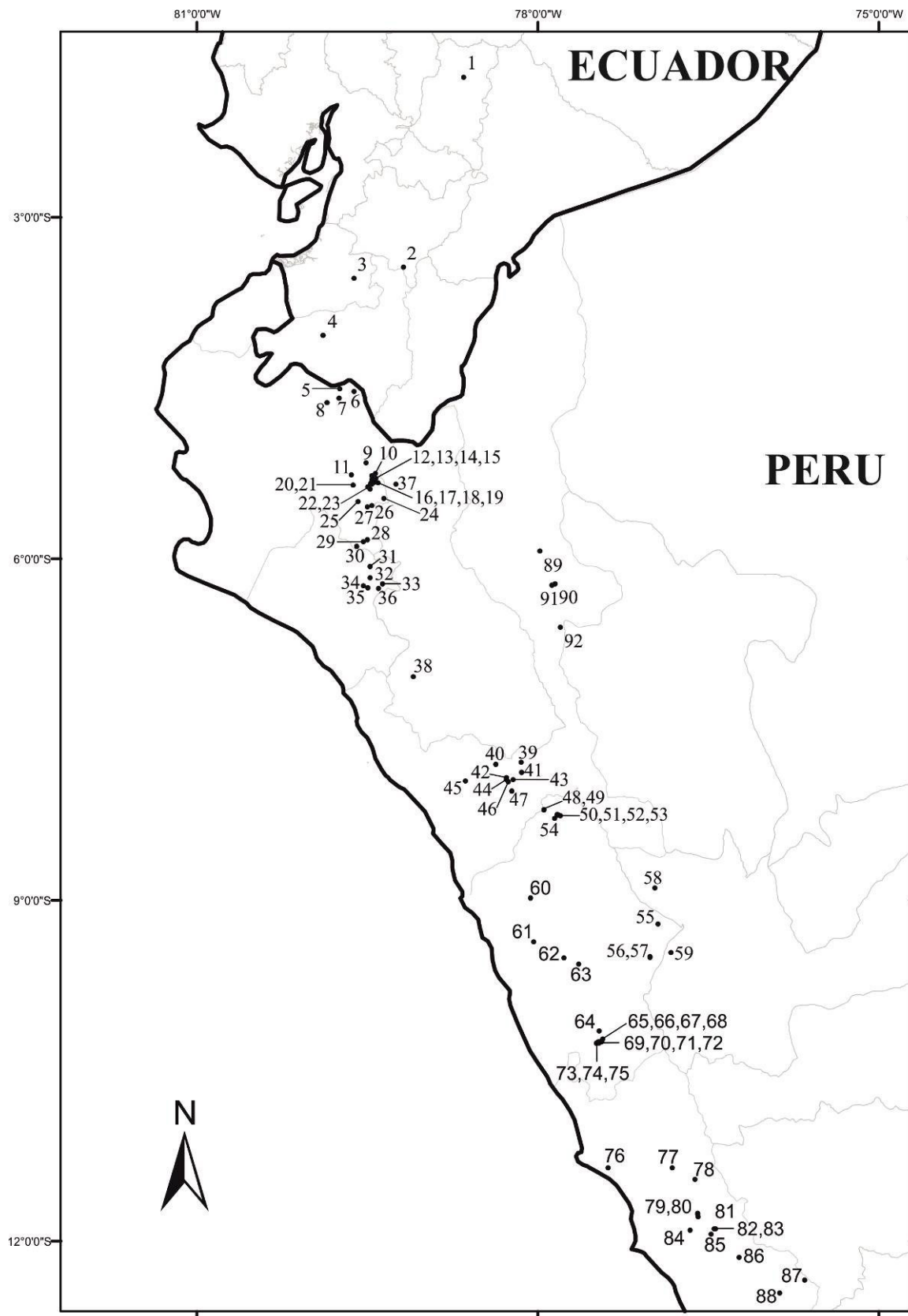


Figura 1. Mapa de las 92 localidades de colecta de *Phyllotis andium* usados en este estudio.

4.2. Análisis morfológico

Para este análisis se realizó comparaciones morfológicas mediante un examen visual de características externas y cráneo-dentales, con la finalidad de determinar diferencias entre las poblaciones y posteriormente agruparlas en Unidades Taxonómicas Operativas (UTOs) según sus similitudes morfológicas y cercanía geográfica. Para terminologías de caracteres morfológicos externos y cráneo-dentales se siguió las descripciones de Carleton (1980), Voss (1988), Carleton y Musser (1989), Voss (1993), Voss y Carleton (1993), Steppan (1995) Abdala y Díaz (2000), y Pacheco (2003). Las comparaciones fueron realizadas entre especímenes de la misma edad, para este fin, se usó el criterio de Voss (1991).

Criterio de edad

Para la clasificación por edades, Voss (1991) define cinco clases de edades, según el desgaste de los molares:

- Edad I: 3er molar superior incompletamente erupcionado o reciente.
- Edad II: 3er molar superior totalmente erupcionado y exhibido, de ligero a moderado uso (algo de la dentina expuesta), pero la superficie oclusal todavía tubercular (el paracono levantado o prominente), no llano.
- Edad III: 3er molar superior bien desgastado, la superficie oclusal llano o cóncavo; 1er y 2do molar superior tubercular (las cúspides mayores todas separadas y prominentes); anterolofos del segundo molar superior diferentes, no fundidos con el paracono.
- Edad IV: 3er molar superior llano o cóncavo; 1er y 2do molar superior con cúspides desgastadas casi o totalmente llano pero no debajo de la parte más ancha de la corona, anterolofos del 2do molar superior borrados, fundidos con el paracono.

Edad V: Del 1er al 3er molar superior, gastados llanos o cóncavos, debajo de la parte más ancha de la corona, muchos detalles de la topografía oclusal borrados.

Con el fin de distinguir características craneales, fueron examinados especímenes adultos, es decir de las clases IV y V, por otro lado, para revisar detalles de dentición, solo fueron examinados especímenes sub adultos de las clases II y III.

4.3. Análisis morfométrico

Se midieron 20 variables cráneo-dentales, para tal motivo se usó un calibre digital (± 0.05 mm), siguiendo la terminología y definiciones de Myers *et al.* (1990). A continuación se detallan las medidas tomadas en este estudio.

Medidas

- 1) Longitud cóndilo incisivo (LCI): Distancia desde el borde anterior de los incisivos superiores hasta la cara posterior de los cóndilos occipital.
- 2) Ancho del cigomático (AZ): Distancia mayor entre los márgenes externos de los arcos zigomáticos.
- 3) Ancho de la caja craneana (AN): Ancho mayor de la caja craneana en el justo en el punto superior de la raíz zigomática del escamosal.
- 4) Constricción interorbital (CIO): Distancia menor a través de la región interorbital.
- 5) Longitud del rostral (LR): Distancia diagonal del margen anterior del orbital hasta el anterior de la punta de los nasales.
- 6) Longitud del nasal (LN): Largo del hueso nasal medida en la línea media.
- 7) Ancho del rostro (AR): Ancho del rostro a través de las cápsulas naso-lacrimales.
- 8) Ancho medio rostral (AMR): Ancho del rostro medido en el borde del arco formado por la raíz de los incisivos. Este arco es visible como una curva a lo largo de la pared rostral
- 9) Longitud del orbital (LO): Distancia mayor longitudinal a través del interior del orbital
- 10) Longitud del diastema (LD): Longitud del diastema desde el margen posterior del incisivo superior hasta el margen anterior del M1.
- 11) Longitud de la hilera dental del maxilar (LHDM): Longitud mayor de los dientes superiores tomados en los alveolos.

- 12) Longitud del foramen incisivo (LFI): Longitud mayor del foramen incisivo
- 13) Ancho del alveolar (AA): Ancho de la medida del paladar a través de los márgenes labiales el alveolo del 1er molar superior derecho e izquierdo.
- 14) Ancho del cóndilo occipital (ACO): Ancho a través de los cóndilos occipitales.
- 15) Ancho del mastoideo (AM): Ancho de la caja craneana medida a través del proceso mastoideo
- 16) Longitud del basioccipital (LBO): longitud del basioccipital a lo largo de la media línea ventral del cráneo
- 17) Longitud de la fosa mesopterigoidea (LFM): longitud desde el margen más anterior del paladar hasta la extensión posterior del proceso hamular.
- 18) Ancho de la fosa mesopterigoidea (AFM): Ancho de la fosa en punto donde el palatino hace contacto con el pterigoideo
- 19) Profundidad del cráneo (PC): La Profundidad del cráneo es medida por colocación del cráneo sobre un portaobjetos, medida de la distancia desde abajo del portaobjeto hasta la bóveda craneal, y restando el espesor del portaobjetos
- 20) Ancho de la placa cigomática (APC): Distancia mayor longitudinal, tomada aproximadamente en la media altura de la placa cigomática.

Antes de realizar los análisis multivariados se evaluó la normalidad de cada una de las 20 variables mediante las pruebas de Kolmogorov-Smirnov (KS) y Shapiro-Wilk, luego los datos fueron transformados a logaritmo natural (LN) para reducir la magnitud de cada variable.

4.3.1. Análisis de variación no geográfica

Se empleó un análisis de Multivariado de Varianza (MANOVA) para detectar diferencias entre edad y sexo por cada uno de las UTOs. Posteriormente se empleó un test de Turkey entre diferentes clases de edad por las 20 variables por cada grupo.

4.3.2. Análisis de variación geográfica

Se llevó a cabo un análisis de componentes principales (ACP), usando las 20 variables cráneo-dentales para evaluar la posible separación morfométrica de los individuos en grupos geográficos o UTOs, previo a esto se codificó cada UTO resultante del análisis morfológico. Los componentes principales fueron extraídos de la matriz de correlación (Johnson y Wichern, 1999); todos los análisis estadísticos fueron realizados usando el programa estadístico SPSS 19.0 para Windows.

5. RESULTADOS

5.1. Análisis morfológico

El análisis morfológico realizado en *Phyllotis andium* muestra que existen diferencias morfológicas (Tabla 1, Fig. 1-7) que permiten sugerir la separación de esta especie en tres diferentes UTOs: La primera *P. andium* “sensu stricto” que se distribuye desde Tungurahua en Ecuador hasta Huánuco en Perú; la segunda *P. andium* “amazonas” distribuida a la margen derecha del río Marañón en el departamento de Amazonas, y la tercera *P. andium* “occidental” la cual se distribuye en la vertiente occidental de los andes, desde el departamento Ancash hasta el departamento de Lima (Fig. 2).

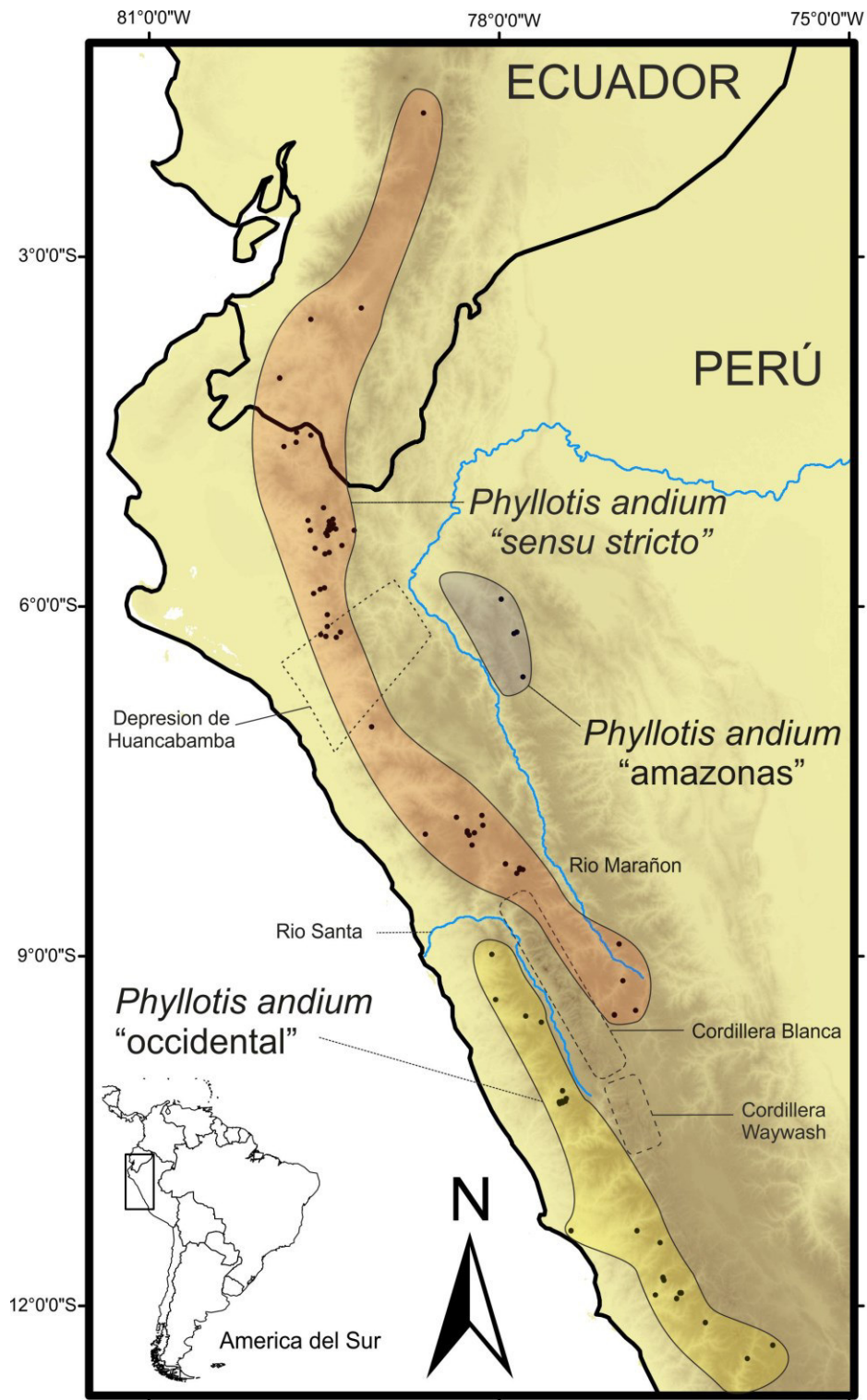


Figura 2. Mapa de los rangos de distribución de las UTOs resultantes del análisis morfológico. *Phyllotis andium* "sensu stricto", *P. andium* "amazonas" y *P. andium* "occidental".

Tabla 1. Diferencias morfológicas entre *Phyllotis andium* “sensu stricto”, *P. andium* “amazonas” y *P. andium* “occidental”.

CARACTERES	<i>P. andium</i> “sensu stricto”	<i>P. andium</i> “amazonas”	<i>P. andium</i> “occidental”
EXTERNOS			
Base del pelaje dorsal	Gris	Gris oscuro	Gris
Longitud de la cola	Más larga que el cuerpo y la cabeza	Evidentemente más larga que el cuerpo y la cabeza	Más larga que el cuerpo y la cabeza
CRANEALES			
Sutura Frontal-nasal	Alineada con la sutura frontal-premaxilar	Alineada con la sutura frontal-premaxilar	Posterior a la sutura frontal-premaxilar
Porción anterior del Nasal	Ancho	Delgado	Ancho
Unión Premaxilar-Nasal-frontal	Anterior a la unión maxilar-frontal-lacrimonasal	Posterior o al mismo nivel de la unión maxilar-frontal-lacrimonasal	Anterior a la unión maxilar-frontal-lacrimonasal
Región Interorbital	Delgado	Muy delgado	Delgado
Margen Supraorbital	Afilados	Afilados	Suaves y redondeados
Foramen palatal anterior	Cerca al foramen incisivo o a la mitad de la porción maxilar del palatino	Cerca de la sutura maxilar-palatal	Cerca de la sutura maxilar-palatal
Canal lateral del paladar	Poco profundo	Profundo	Poco profundo
Proceso del paladar	Ausente	Ausente	Presente
Proceso parapterigoideo	Largo	Corto	Largo
Carótida interna	Entre el basioccipital y el ectotimpánico	Entre el ectotimpánico y petrosal	Entre el basioccipital y el ectotimpánico
Proceso hamular	Moderadamente ancho	Moderadamente ancho	Delgado
Tubo de Eustaquio	Largo	Largo	Corto
Proceso Paraoccipital	Pequeño	Muy pequeño	Pequeño
DENTALES			
Paraflexus M2	Profundo	Superficial	Profundo
Protoflexido m2	Poco evidente	Evidente	Evidente

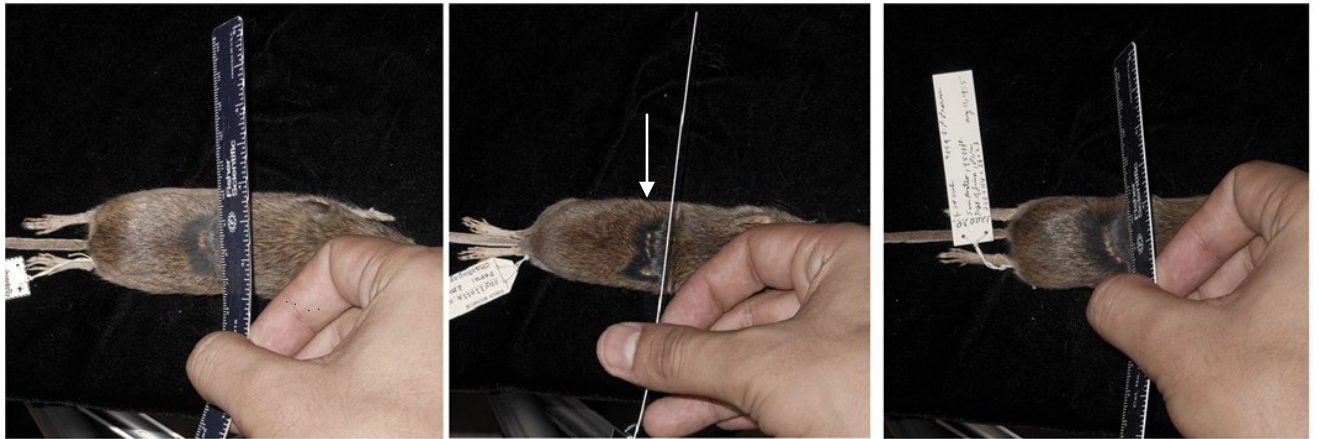


Figura 3. Comparación de la base del pelaje dorsal entre *P. andium* “sensu stricto”, *P. andium* “amazonas” y *P. andium* “occidental”.



Figura 4. Comparación de la longitud de la cola entre *P. andium* "sensu stricto", *P. andium* "amazonas" y *P. andium* "occidentale".

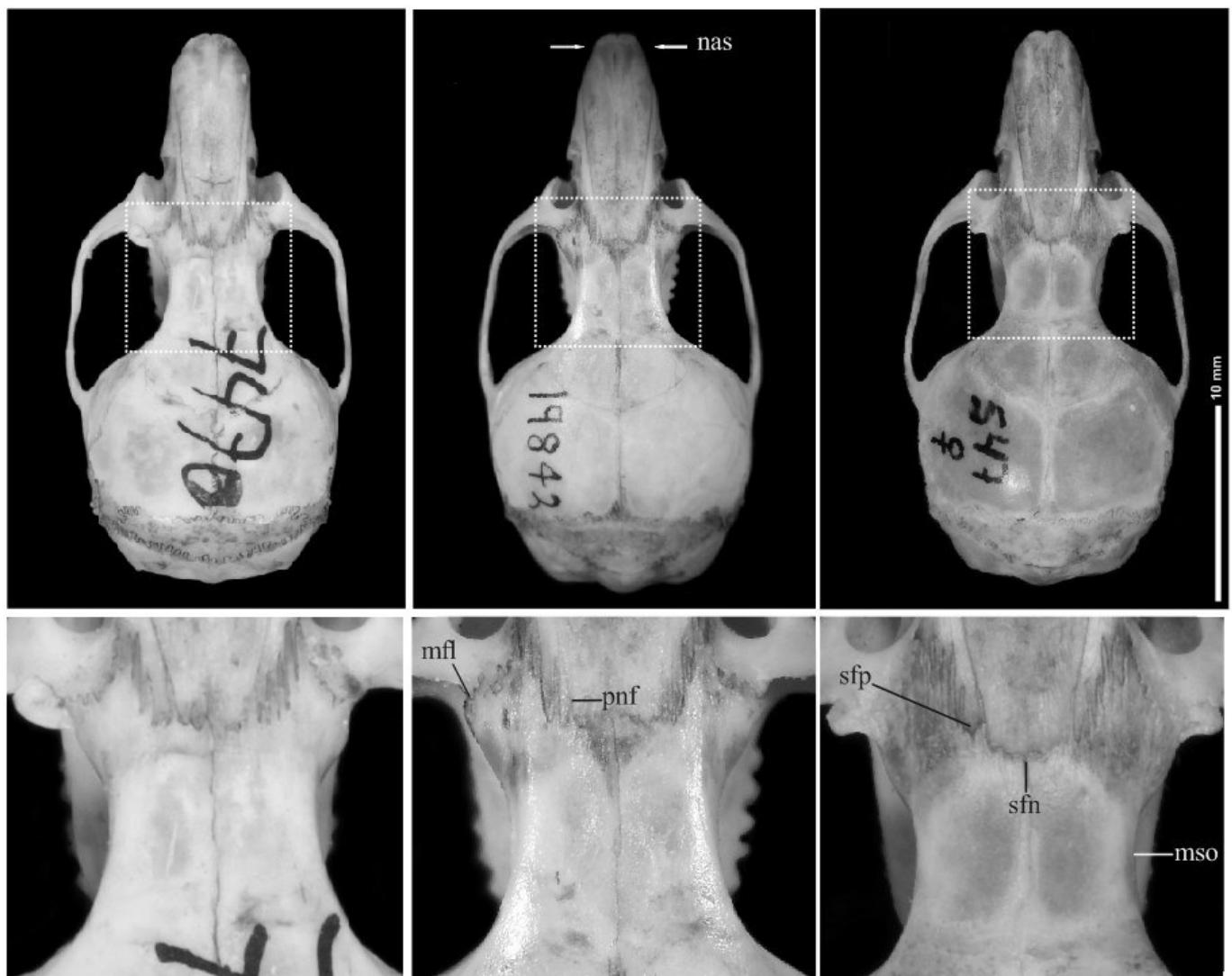


Figura 5. Comparación de la vista dorsal del cráneo de *P. andium* "sensu stricto", *P. andium* "amazonas" y *P. andium* "occidentale".

nas: nasal; mfl: unión del premaxilar-nasal-frontal; pnf: unión del maxilar-frontal-lacrimal; sfp: la sutura frontal-premaxilar; sfm: la sutura frontal- nasal; mso: margen supraorbital. Izquierda *P. andium* "sensu stricto". (MUSM [PCP 7470]). Centro: *P. andium* "amazonas" (FMNH 19842). Derecha: *P. andium* "occidentale". (MUSM 547).

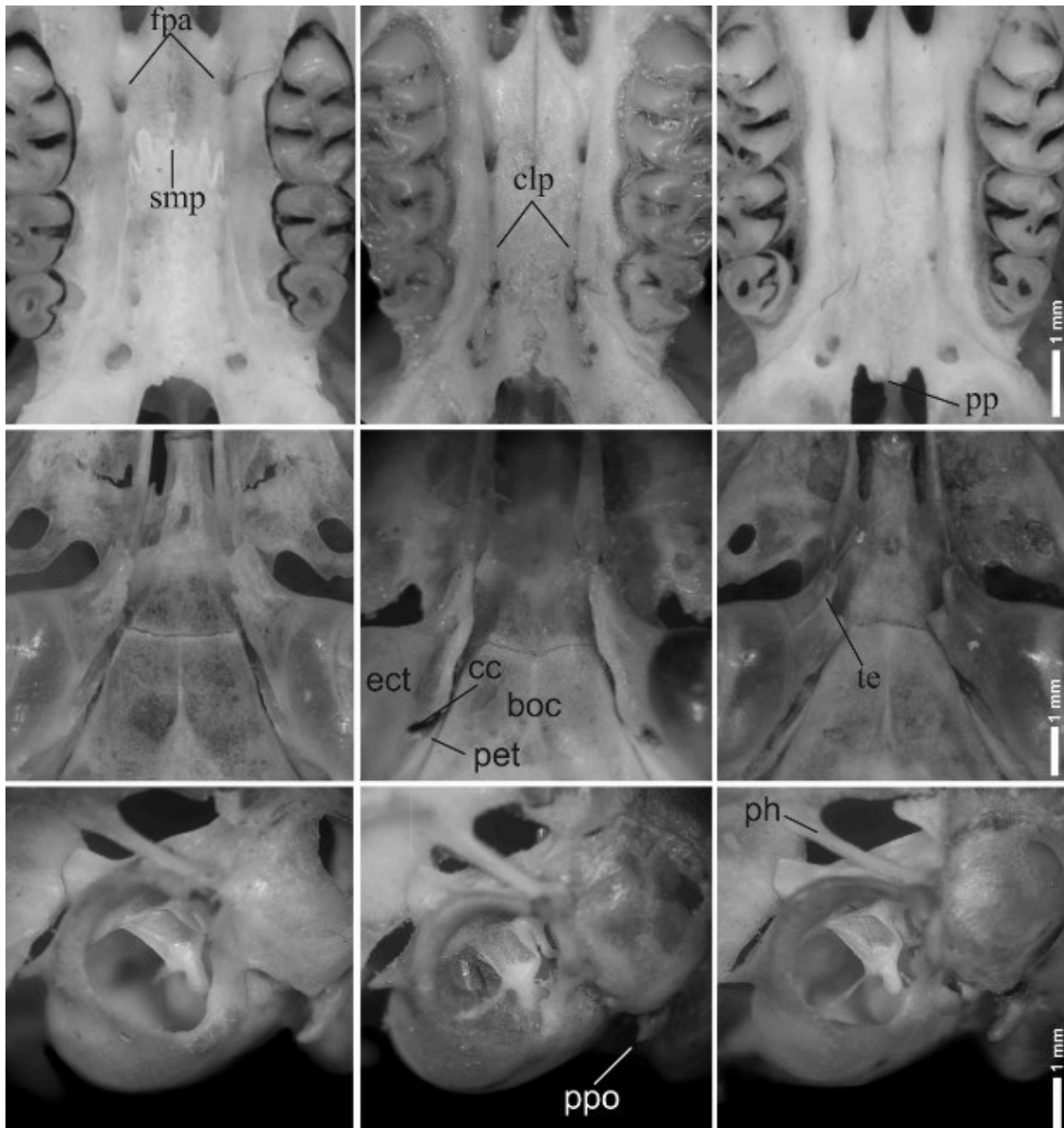


Figura 6. Comparación de la región palatal, basioccipital y ectotimpánica de *P. andium* “sensu stricto”, *P. andium* “amazonas” y *P. andium* “occidental”.

fmp: foramen palatal anterior; smp: sutura maxilar-palatal; clp: canal lateral de paladar; pp: proceso palatal; ect: bulla ectotimpánica, ca: la carótida interna; prt: petrosal, boc: basioccipital; te: tubo de Eustaquio; ppo: proceso paraoccipital; ph: proceso hamular. Izquierda: *P. andium* “sensu stricto”. (arriba y al medio: MUSM 21788, abajo MUSM [PCP 1338]). Centro: *P. andium* “amazonas” (FMNH 19842). Derecha: *P. andium* “occidental”. (arriba y al medio: MUSM 447, abajo MUSM 5244).

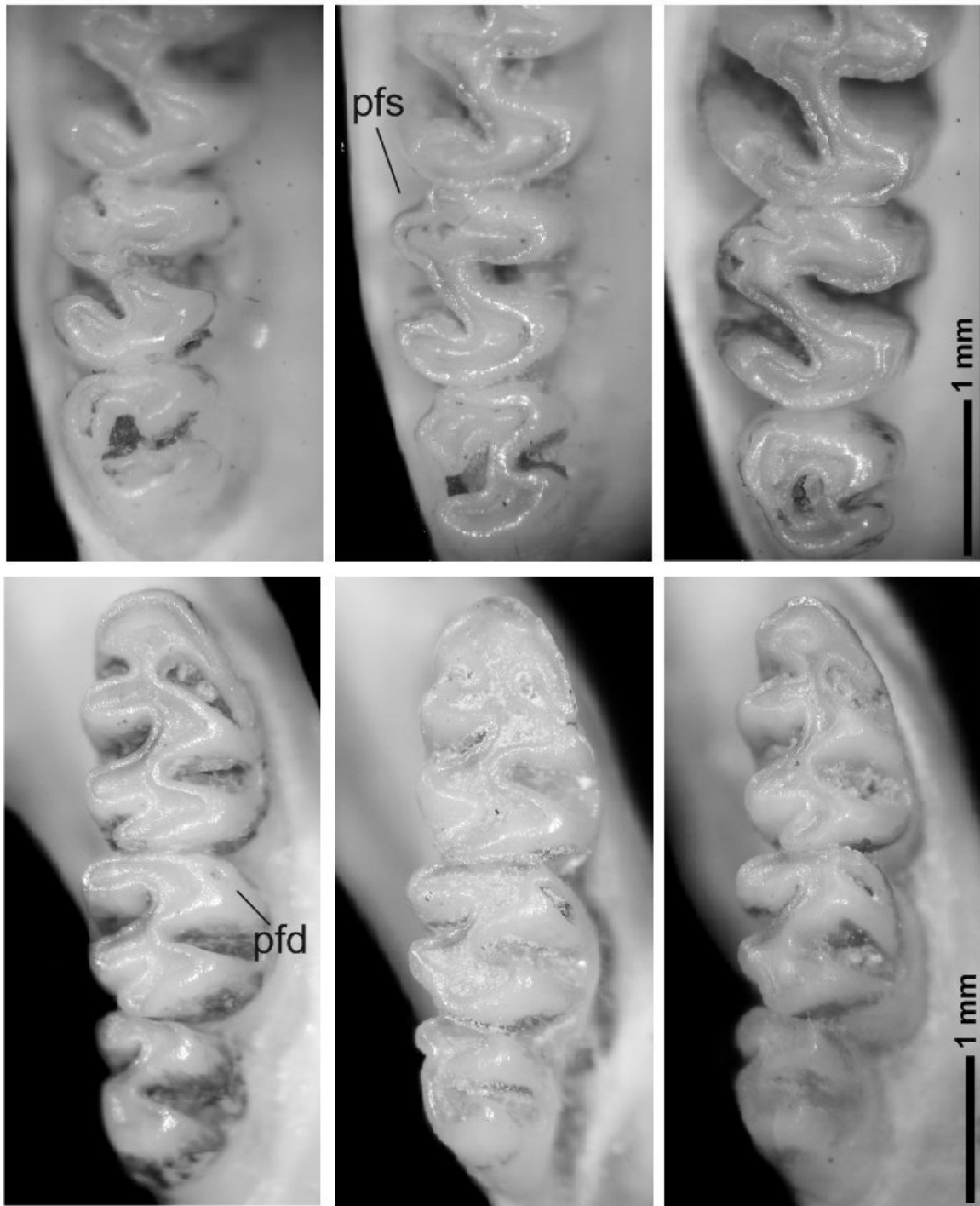


Figura 7. Comparación de la hilera molar superior e inferior de *P. andium* “sensu stricto”, *P. andium* “amazonas” y *P. andium* “occidental”.

pfs: Paraflexus M2; pfd: protoflexido m2. Izquierda: *P. andium* “sensu stricto”.

Izquierda *P. andium* “sensu stricto” (MUSM [PCP 1338]), Centro: *P. andium* “amazonas” (FMNH 19842), derecha: *P. andium* “occidental” (MUSM 5244).

Tabla 2 Promedio de medidas de *Phyllotis andium* “sensu stricto”, *P. andium* “amazonas”, *P. andium* “occidental”, *P. pearsoni*, *P. amicus* y *P. gerbillus*.

Variable	<i>P. andium</i> “sensu stricto”	<i>P. andium</i> “amazonas”	<i>P. andium</i> “occidental”	<i>P. pearsoni</i>	<i>P. amicus</i>	<i>P. gerbillus</i>
LT	226.84 ± 9.58 210.00-240.00 (19)	233.33 ± 7.06 223.00-243.00 (6)	228.62 ± 11.15 216.00-253.00 (13)	228.57 ± 12.50 203.00-249.00 (22)	197.25 ± 9.29 189.00-208.00 (4)	160.50 ± 5.50 155.00-165.00 (3)
LC	119.86 ± 5.74 110.00-128.00 (16)	127.00 ± 5.24 121.00-134.00 (5)	120.00 ± 3.41 115.00-125.00 (11)	107.34 ± 7.56 92.00-122.00 (22)	108.67 ± 13.05 94.00-119.00 (3)	79.50 ± 4.51 75.00-84.00 (3)
LP	24.38 ± 1.07 22.00-26.00 (21)	25.14 ± 0.90 24.00-26.00 (7)	26.15 ± 1.21 24.00-28.00 (13)	26.42 ± 1.56 22.50-30.00 (25)	22.50 ± 0.58 22.00-23.00 (4)	19.00 ± 1.15 18.00-20.00 (3)
LO	21.30 ± 1.26 20.00-24.00 (20)	-	22.71 ± 0.83 21.00-24.00 (14)	23.34 ± 1.26 21.00-25.50 (25)	22.5 ± 3.00 19.00-25.00 (4)	15.5 ± 1.53 14.00-17.00 (3)
P	34.90 ± 2.77 30.00-38.00 (10)	-	31.38 ± 3.39 28.30-38.00 (6)	51.29 ± 6.35 41.00-68.00 (24)	24.50 ± 4.43 18.00-28.00 (4)	15.50 15.50 (1)
LCI	25.21 ± 0.85 23.48-26.85 (26)	25.40 ± 0.77 24.59-26.36 (6)	27.09 ± 0.95 25.4-29.4 (48)	28.54 ± 0.97 26.28-30.29 (24)	23.54 ± 1.64 21.81-25.55 (4)	20.58 ± 0.26 20.37-20.89 (3)
AZ	13.88 ± 0.38 13.16-14.40 (22)	14.06 ± 0.46 13.43-14.63 (6)	15.13 ± 0.51 14.14-16.20 (47)	16.22 ± 0.57 15.22-17.31 (25)	13.21 ± 1.05 12.22-14.29 (4)	12.21 ± 0.41 11.77-12.59 (3)
AN	12.44 ± 0.33 11.81-12.90 (18)	12.61 ± 0.25 12.31-12.97 (6)	12.97 ± 0.33 12.39-13.98 (49)	13.78 ± 0.28 13.03-14.24 (25)	11.99 ± 0.56 11.5-12.56 (4)	11.05 ± 0.16 10.94-11.23 (3)
CIO	4.19 ± 0.18 3.80-4.51 (22)	4.08 ± 0.16 3.91-4.30 (6)	4.31 ± 0.11 4.08-4.53 (49)	4.19 ± 0.12 3.85-4.37 (25)	4.11 ± 0.08 3.99-4.17 (4)	3.87 ± 0.07 3.79-3.91 (3)
LR	8.84 ± 0.39 8.20-9.48 (26)	8.81 ± 0.35 8.19-9.14 (6)	9.68 ± 0.38 8.74-10.57 (48)	10.16 ± 0.45 9.42-11.35 (25)	8.14 ± 0.22 7.92-8.42 (4)	7.51 ± 0.27 7.25-7.78 (3)
LN	10.81 ± 0.48 10.09-11.53 (26)	10.83 ± 0.23 10.46-11.06 (6)	12.06 ± 0.54 10.83-13.30 (48)	12.45 ± 0.39 11.3-13.15 (25)	10.30 ± 0.33 10-10.62 (4)	8.91 ± 0.10 8.79-8.99 (3)
AR	4.83 ± 0.27 4.39-5.45 (25)	4.83 ± 0.20 4.60-5.08 (6)	5.41 ± 0.29 4.66-6.08 (49)	5.61 ± 0.32 4.9-6.25 (25)	4.52 ± 0.53 3.95-5.02 (4)	3.91 ± 0.07 3.83-3.96 (3)
AMR	4.04 ± 0.18 3.65-4.37 (25)	4.14 ± 0.19 3.87-4.31 (6)	4.44 ± 0.22 3.96-4.97 (49)	4.62 ± 0.29 3.88-5.19 (25)	3.77 ± 0.39 3.37-4.13 (4)	3.27 ± 0.14 3.12-3.39 (3)

Variable	<i>P. andium</i> "sensu stricto"	<i>P. andium</i> "amazonas"	<i>P. andium</i> "occidental"	<i>P. pearsoni</i>	<i>P. amicus</i>	<i>P. gerbillus</i>
LO	9.70 ± 0.31 9.21-10.35 (25)	9.68 ± 0.31 9.29-10.04 (6)	10.24 ± 0.40 9.63-11.00 (49)	10.84 ± 0.36 10.16-11.73 (25)	9.03 ± 0.65 8.33-9.59 (4)	8.40 ± 0.19 8.21-8.58 (3)
LD	7.12 ± 0.32 6.62-7.71 (26)	6.88 ± 0.49 6.31-7.60 (6)	7.93 ± 0.44 6.68-8.98 (49)	8.15 ± 0.37 7.53-9.05 (25)	6.30 ± 0.52 5.63-6.80 (4)	5.67 ± 0.23 5.43-5.88 (3)
LHDM	4.50 ± 0.177 4.19-4.92 (26)	4.46 ± 0.13 4.29-4.59 (6)	4.78 ± 0.16 4.43-5.14 (49)	5.41 ± 0.22 5.02-5.7 (25)	4.12 ± 0.40 3.73-4.47 (4)	3.73 ± 0.13 3.59-3.84 (3)
LFI	6.24 ± 0.35 5.62-7.09 (26)	6.01 ± 0.40 5.52-6.64 (6)	6.86 ± 0.34 6.24-7.95 (49)	7.21 ± 0.42 6.49-8.27 (25)	5.78 ± 0.53 5.27-6.33 (4)	4.98 ± 0.01 4.97-4.99 (3)
AA	5.49 ± 0.17 5.23-6.00 (26)	5.78 ± 0.15 5.55-5.99 (6)	5.97 ± 0.17 5.47-6.35 (49)	5.98 ± 0.13 5.78-6.27 (25)	5.31 ± 0.05 5.24-5.35 (4)	4.81 ± 0.12 4.69-4.93 (3)
ACO	6.34 ± 0.21 6.02-6.85 (25)	6.48 ± 0.22 6.06-6.67 (6)	6.65 ± 0.18 6.3-6.95 (49)	7.02 ± 0.17 6.62-7.25 (23)	5.98 ± 0.16 5.84-6.12 (4)	5.59 ± 0.42 5.29-5.89 (2)
AM	10.85 ± 0.19 10.53-11.21 (14)	11.32 ± 0.49 10.69-11.91 (6)	11.43 ± 0.24 11.08-12.08 (47)	13.30 ± 0.27 12.78-13.88 (25)	11.54 ± 0.36 11.06-11.89 (4)	9.55 ± 0.09 9.47-9.64 (3)
LBO	2.17 ± 0.16 1.76-2.37 (26)	2.13 ± 0.17 1.94-2.4 (6)	2.12 ± 0.19 1.72-2.61 (49)	2.15 ± 0.13 1.91-2.35 (24)	1.79 ± 0.36 1.46-2.11 (4)	1.82 ± 0.14 1.66-1.91 (3)
LFM	3.64 ± 0.22 3.10-4.00 (25)	3.45 ± 0.61 2.43-4.26 (6)	3.90 ± 0.23 3.40-4.50 (49)	4.69 ± 0.23 4.18-5.17 (25)	3.18 ± 0.07 3.09-3.23 (4)	4.58 ± 2.72 2.76-7.71 (3)
AFM	1.20 ± 0.07 1.04-1.30 (26)	1.29 ± 0.17 1.07-1.41 (6)	1.37 ± 0.15 1.09-1.76 (49)	1.64 ± 0.13 1.36-1.87 (25)	1.18 ± 0.13 1.03-1.34 (4)	1.03 ± 0.05 1.00-1.09 (3)
PC	9.99 ± 0.28 9.57-10.54 (18)	10.06 ± 0.06 10.00-10.15 (6)	10.48 ± 0.29 9.20-10.93 (49)	11.52 ± 0.29 11.01-11.97 (24)	9.73 ± 0.34 9.25-10.03 (4)	8.36 ± 0.08 18.26-8.41 (3)
APC	2.90 ± 0.19 2.55-3.36 (26)	2.86 ± 0.12 2.74-3.07 (6)	3.08 ± 0.18 2.61-3.41 (49)	3.27 ± 0.17 2.96-3.66 (25)	2.77 ± 0.24 2.54-3.09 (4)	2.38 ± 0.14 2.30-2.54 (3)

El Peso (P) está presentado en gramos y medidas en milímetros. Arriba de cada celda se indica el promedio y desviación estándar, debajo se indica rango y entre paréntesis tamaño de la muestra.

A continuación se presenta la descripción de cada una de las UTOs:

Phyllotis andium “sensu stricto”

Phyllotis andium Thomas (1912: 409)

Phyllotis melanius Thomas (1913:407)

Phyllotis fruticicolus Anthony (1922:1)

Holotipo, Macho Adulto, British Museum 99.9.9.68 colectado el 18 de abril de 1899 por Perry O. Simons.

Localidad tipo. Cañar, Provincia de Cañar, Ecuador; altitud 2600 metros.

Distribución. Desde Baños, Provincia de Tungurahua en Ecuador, a través de los andes hasta Ambo, departamento de Huánuco departamento en Perú (ver Fig. 2).

Medidas. Medidas externas y cráneo-dentales son presentadas en la Tabla 2.

Diagnosis enmendada: Roedor de tamaño mediano con orejas relativamente cortas en comparación con otras especies del género; cola más larga que el cuerpo y cabeza juntas, con un pincel pobremente notorio; mancha pectoral presente pero apenas evidente; cráneo con rostro corto; sutura fronto-nasal alineada con la sutura frontal-maxilar; región interorbital angosta con los márgenes supraorbitales cuadrados y agudos; incisivos superiores con orientación ortodonte; foramen palatal anterior localizados cerca del foramen incisivo o en la mitad de la porción maxilar del palatino; procingulum del M1 pequeño y no dividido.

Descripción. Pelaje grisáceo con pelos dorsales mezclados entre oscuros y acanelados, y con la base gris (Fig.3), longitud aproximada de 13 mm sobre la

cadera, la banda dorsal es poco notoria; pelaje ventral es blanquecino compuesto por una banda basal de color gris neutral seguido por una banda blanca; la mancha pectoral está presente pero es poco evidente. Las orejas son relativamente cortas con antitrigo ancho. El parche auricular detrás de las orejas y el anillo orbicular están ausentes. La vibrisa geneal, superciliar, submental, interramal y mistacial están presentes; la vibrisa mistacial llega al borde posterior de la oreja cuando se reclina sobre la cabeza.

La superficie dorsal de la pata delantera está cubierta por pelos blancos finos, el penacho ungueal está presente pero es poco denso; el margen de la superficie ventral de las uñas es cerrado en la base; cinco almohadillas están presentes en la palma de la pata delantera, la almohadilla III es anterior a la almohadilla II y IV, el hipotenar es más grande que el tenar; el parche metacarpal es ausente. La pata trasera es delgada y moderadamente larga, con pelos blancos sobre la superficie dorsal, el penacho ungueal está presente pero es escaso, el talón está cubierto por pelos; seis almohadillas están presentes en la planta de la pata trasera, el hipotenar es posterior de la almohadilla IV, y más pequeño que el tenar, ambos separados por un espacio, la superficie plantar entre las almohadillas es escamosa, el parche metatarsal está ausente.

La cola es tenuemente bicoloreada, oscura encima y más pálida debajo, ambos el dorso y el vientre son peludos. La cola es apenas más larga que el cuerpo y la cabeza juntos (Fig. 4). Hay cuatro pares de mamas en la posición pectoral, torácica, abdominal e inguinal.

El perfil de cráneo es convexo, ligeramente más hinchado sobre la región interorbital, el rostro es corto; en vista dorsal, la cápsula nasolacrimal es moderadamente más ancha que la porción anterior del rostro. El nasal es cónico y

largo, con la punta moderadamente ancha, la sutura fronto-nasal está alineada con la sutura fronto-maxilar, la unión del premaxilar-nasal-frontal es anterior a la unión del maxilar-frontal-lacrimonal. El premaxilar es corto y angosto, proyectándose ligeramente anterior al plano de los incisivos; el proceso gnático es inconspicuo o muy pequeño. La sutura premaxilar-maxilar es aserrada cerca de los foramen incisivo y más suave sobre la capsula nasolacrimonal (Fig. 5)

El plato cigomático es moderadamente ancho con borde vertical, no presenta un proceso espinoso anterodorsal; la muesca cigomática es profunda, el foramen infraorbital es angosto; el puente anteorbital se encuentra por debajo de la superficie dorsal del rostro, este se sobrepone ligeramente y conecta al lacrimonal, el arco cigomático exhibe lados paralelos, los cuales son ligeramente convergentes anteriormente, el proceso cigomático del maxilar es angosto, apenas más ancho que el que el puente anteorbital, el jugal es largo y muy delgado, conectado por debajo del proceso cigomático del escamosal.

La región interorbital es angosta y moderadamente cóncava (Fig. 5), la base de los molares es visible desde una vista dorsal, el margen supraorbital exhibe bordes agudos, el lacrimonal es largo y se proyecta sobre el puente anteorbital. El hueso frontal es moderadamente angosto (en vista dorsal) y ligeramente hinchado (en vista lateral) sin una depresión medial.

El cráneo es redondeado, la sutura fronto-parietal es ligeramente aserrada y convexa, el borde parietal es suave, no forma una cresta, el interparietal es pequeño y en forma de trapezoide, ambas la sutura interparietal-parietal como la sutura interparietal-supraoccipital son dentadas.

La región de paladar es larga y angosta. El diastema es plano (en vista lateral). El foramen incisivo es largo y angosto con márgenes paralelos,

posteriormente llegan al alveolo del M1, cubriendo la mayor parte del diastema, la porción premaxilar del septum construye una cresta medial que se superpone sobre el vómer, la porción maxilar de septum es moderadamente delgada. El hueso del paladar es moderadamente ancho y largo, se extiende detrás del plano posterior del M3, los canales laterales de palatal son poco profundos. La sutura maxilo-palatina es dentada. El foramen palatal anterior está ubicado cerca del foramen incisivo o en algunos casos a la mitad de la porción maxilar del paladar. El foramen palatino posterior es muy pequeño. El foramen posterolateral es ancho y está ubicado anterior a la fosa mesopterigoidea (Fig. 6).

La fosa mesopterigoidea es angosta y de forma cuadrada, con lados paralelos, el proceso medial del paladar posterior está ausente; las vacuidades esfenopalatinas son grandes y llegan a la mitad del basiesfenoide. El presfenoide está presente pero es delgado. La fosa parapterigoidea es triangular y ancha sin vacuidades, el proceso parapterigoideo es largo y se proyecta hacia afuera (Fig. 6).

El foramen lacerum medium es moderadamente abierto, el tabique del aliesfenoides está ausente. La abertura anterior del canal aliesfenoides es más pequeña que la unión del bucinomastectorio y foramen oval. El foramen etmoidal es pequeño y está ubicado a la altura del M2, el etmoturbinal es de tamaño moderado y más pequeño que el foramen esfenopalatino; el foramen esfenopalatino es grande con forma ovoide delimitado por el hueso palatino; el foramen óptico es grande con forma de media luna, el orbitoesfenoides es grande y se superpone apenas al M3 o bordea el M3.

La circulación carotídea corresponde a la condición “primitiva” (sensu Voss, 1988), con un foramen estapedial grande, el canal escamosal-aliesfenoide es claramente visible, con un foramen esfenofrontal ancho, la carótida interna es

grande, ubicado entre el hueso basioccipital y la porción ectotimpánica de la bulla auditoria (Fig. 6).

La región auditoria está formada por una bulla ectotimpánica de moderado tamaño. El tegmen tympani se sobrepone al proceso suspensorio del escamosal; el anillo ectotimpánico es cerrado, el margen dorsal del ectotimpánico se extiende para hacer contacto con el petrosal. El tubo de Eustaquio es largo, excede o está al mismo nivel del margen anterior del foramen lacerum medio, en algunos casos se contacta con el proceso del parapterigoideo (Fig. 6). El proceso anterior del ectotimpánico (espinas estapediales) es de tamaño moderado, raramente llega al margen posterior del aliesfenoide. El martillo y el yunque están expuestos en vista lateral, la lamina del martillo es cuadrada con un largo y delgado manubrio orientado paralelamente, y un bien desarrollado y grande apófisis orbicular ; el processus brevis del yunque es evidente con base redondeada y con la punta parecida a una perilla, el proceso cefálico del martillo exhibe una cresta delgada.

El foramen postglenoideo es más pequeño que el fenestra subescamosal; el proceso hamular del escamosal es moderadamente ancho y llega al hueso mastoideo. La cresta lambdoidea está ausente. El basioccipital es angosto de forma trapezoidal, muestra una espina media que se extiende a la sutura basioccipital – basiesfenoide. El mastoideo (capsula perióstica del petrosal) es de forma cuadrada con una fenestra abierta del mastoideo y un evidente abertura mastoidea-occipital. El cóndilo occipital no es notorio desde una vista dorsal, el proceso paraoccipital es de tamaño moderado, ubicado posteriormente del foramen hipogloso, el foramen magnum es redondeado exhibido desde un plano ventral.

Los incisivos superiores exhiben una orientación ortodonte, las puntas son redondeadas sin canales; la superficie posterior es plana. La topografía molar es

determinada como un patrón tetralofodonte, corona plana (ligeramente hipsodonte); la disposición de las cúspides sobre el M1 es intermedia y sobre el m1 es alterna; la hilera dental tiene una orientación paralela.

El alveolo del M1 está ubicado anterior al foramen incisivo y está ligeramente detrás del margen posterior del plato cigomático. El procingulum del M1 es pequeño y no dividido, el paraflexus tiene una forma triangular y penetra hacia la mitad del M1; el paraflexus y metaflexus son más anchos que el protoflexus y hipoflexus, el paracono es redondeado y más largo que el procingulum, el paracono y metacono es ligeramente más angosto que el protocono y hipocono.

El M2 presenta una forma de "S", el hipoflexus es ligeramente profundo y es más angosto que el metaflexus, el paraflexus es evidentemente profundo. El M3 es más pequeño que el M2. El m1 tiene un procingulum no dividido por un flexido anteromedial y es más pequeño que el metaconido e igual o más grande que el paraconido, el metaflexido es pequeño o ligeramente profundo. El m2 presenta un evidente protoflexido, el m3 es más pequeño que el m2 (Fig.7).

El margen ventral de la mandíbula es ligeramente cóncavo, el diastema es corto, con un ángulo ligeramente agudo formado por la raíz del m1. La cresta masetérica superior e inferior convergen anteriormente formando una cresta suave que se extiende al borde anterior del m1, el foramen mentoniano es alto y posicionado sobre la superficie del diastema, el proceso capsular está presente pero pequeño, el proceso coronoides es pequeño, su punta es ligeramente igual al nivel del proceso condilar, la muesca sigmoidea entre ambos es superficial y horizontal, el proceso condilar es redondeado y se extiende al mismo nivel del proceso angular con una bien desarrollada muesca angular.

Comparación. *Phyllotis andium* “sensu stricto” es comparado aquí con miembros del “grupo *amicus/andium*” (sensu Steppan et al 2007): *P. gerbillus* de Piura y Lambayeque, *P. amicus* de la vertiente occidental de los andes y *P. pearsoni* de la Libertad, Cajamarca y Ancash.

Phyllotis andium “sensu stricto” es más grande que *P. amicus*, las orejas son más cortas, la cola es más corta (en proporción del tamaño del cuerpo y cabeza), *P. andium* carece de un pincel al final de la cola, el cual está presente en *P. amicus*, el cráneo es más grande, el rostro es más ancho, y la región interorbital es más angosta, la hilera dental es más grande y de orientación paralela, mientras en *P. amicus* diverge anteriormente, la bulla timpánica es más grande (en proporción con el tamaño del cráneo)

Phyllotis andium “sensu stricto” es notoriamente más grande que *P. gerbillus*, la coloración del cuerpo es totalmente diferente, *P. andium* es dorsalmente gris acanelado y ventralmente grisáceo, mientras *P. gerbillus* es dorsalmente de color ocre o salmón y ventralmente blanco, *P. andium* “sensu stricto” carece de un parche auricular, el cual es muy evidente en *P. gerbillus*, las patas son más largas, el cráneo es mucho más grande con rostro más robusto, la región interorbital es más angosta; la muesca cigomática es más superficial y la hilera dental es más grande

Phyllotis andium “sensu stricto” es más pequeño que *P. pearsoni*, el pelaje dorsal es más corto y la cola es más larga y tenuemente bicoloreada, el cráneo es más pequeño, el rostro es más esbelto, el arco cigomático y la región interorbital son más anchos, la fosa mesopterigoidea en *P. andium* “sensu stricto” es cuadrada mientras en *P. pearsoni* es en forma de “U”, la hilera dental es más pequeña, la mandíbula es más pequeña, el proceso capsular alveolar de los incisivos es evidente mientras en *P. pearsoni* está ausente.

Observaciones. Se observa algunos caracteres morfológicos que varían entre las poblaciones, el foramen palatal anterior en especímenes ecuatorianos está ubicado cerca del foramen incisivo mientras en algunos especímenes entre Piura y Huánuco se ubica en la porción media del maxilar, el tubo de Eustaquio es largo en , pero en especímenes de la Libertad es mucho más largo y se contacta al proceso del parapterigoideo, el metaflexido del m1 es poco profundo en especímenes ecuatorianos y del norte de Perú (Piura y Lambayeque) pero en especímenes ubicados al sur, desde La libertad hasta Huánuco, puede ser más profundo. Para éste taxón se consideran dos sinónimos: *melanius* y *fruticicolus*. *Phyllotis melanius* fue descrito por Thomas (1913) sin embargo este fue erróneamente asignado a un cráneo de *P. andium* y una piel de *Akodon aerosus* (Pearson 1958). Se revisó especímenes de *P. fruticicolus* Anthony, 1922 y se observó que corresponden a especímenes juveniles, tal como Pearson (1958) mencionó en su revisión.

***Phyllotis andium* “amazonas”**

Phyllotis andium stenops Osgood (1914:165)

Phyllotis tamborum Osgood (1914:165)

Phyllotis andium tamborum Thomas (1926a: 614)

Phyllotis andium Thomas (1926b: 162)

Holotipo. Macho adulto, depositado en el Field Museum of Natural History (FMNH) N° 19840, colectado el 30 de Mayo de 1912 por W.H. Osgood y M.P. Anderson.

Localidad tipo. Rio Utcubamba, a15 millas al norte de Chachapoyas, Perú

Distribución. Conocido solo en el margen derecho del rio Marañón, en el departamento de Amazonas

Medidas. Medidas externas y cráneo-dentales se presentan en la Tabla 3.

Diagnosis enmendada. Base de los pelos dorsales de color gris oscuro; cola notoriamente bicoloreada y muy larga; porción anterior del nasal angosta; unión del premaxilar-nasal-frontal está al mismo nivel o posterior a la unión del maxilar-frontal-lacrimonasal; plato cigomático ancho; región interorbital muy angosta y moderadamente cóncava; canales laterales del paladar son muy profundos; proceso parapterigoideo corto e inflado; carótida interna ubicada entre la porción ectotimpánica de la bulla auditoria y el hueso petrosal; tubo de Eustaquio es muy largo y llega al proceso del parapterigoideo; el proceso paraoccipital es muy pequeño.

Descripción. Pelaje grisáceo con pelos dorsales mezclados entre oscuros y acanelados, base gris oscuro (Fig. 3), su longitud aproximada es de 13 mm sobre la cadera, la banda dorsal es poco notoria; pelaje ventral es blanquecino compuesto por

una banda basal de color gris neutral seguido por una banda blanca; la mancha pectoral está presente pero es poco evidente; Las orejas son cortas, en comparación con sus congéneres, con antitrigo ancho. El parche auricular detrás de las orejas está presente, pero con algunos pocos pelos, el anillo orbicular ausente. La vibrisa geneal, superciliar, submental, interramal y mistacial están presentes; la vibrisa mistacial apenas llega al borde posterior de la oreja cuando se reclina sobre la cabeza.

La superficie dorsal de la pata delantera está cubierta por pelos blancos finos, el penacho ungueal está presente pero es poco denso; el margen de la superficie ventral de las uñas es cerrado en la base; cinco almohadillas están presentes en la palma de la pata delantera, la almohadilla III es anterior a la almohadilla II y IV, el hipotenar es más grande que el tenar; el parche metacarpal es ausente. La pata trasera es delgada y moderadamente larga, con pelos blancos sobre la superficie dorsal, el penacho ungueal está presente pero es escaso, el talón está cubierto por pelos; seis almohadillas están presentes en la planta de la pata trasera, el hipotenar es posterior de la almohadilla IV, y más pequeño que el tenar, ambos separados por un espacio, la superficie plantar entre las almohadillas es escamosa, el parche metatarsal está ausente.

La cola es notoriamente más larga que el tamaño de la cuerpo y cabeza juntos (Fig. 4), y notoriamente bicoloreada, oscuro encima y pálido gris debajo, ambos el dorso y el vientre son peludos, los pelos a lo largo del eje se extiende más de dos o tres filas de escamas. Hay cuatro pares de mamas en la posición pectoral, torácica, abdominal e inguinal.

El perfil de cráneo es convexo, ligeramente más hinchado sobre la región interorbital, El rostro es corto y angosto. En vista dorsal la capsula nasolacrimal es

moderadamente más ancha que la porción anterior del rostro. El nasal es cónico y largo, con la punta angosta, en vista latera; la sutura fronto-nasal está alineado con la sutura fronto-maxilar, la unión premaxilar-nasal-frontal es posterior a al mismo nivel de la unión maxilar-frontal-lacrimonal. El premaxilar es corto y angosto, este se proyecta ligeramente anterior al plano de los incisivos; el proceso gnático es inconspicuo o muy pequeño. La sutura premaxilar-maxilar es aserrada cerca de los foramen incisivo y más suave sobre la capsula nasolacrimonal (Fig. 5).

El plato cigomático es moderadamente ancho con borde vertical, exhibe un ligero proceso espinoso anterodorsal, la muesca cigomática es profunda, el foramen infraorbital es angosto; el puente anteorbital se encuentra por debajo de la superficie dorsal del rostro, este se sobrepone ligeramente y conecta al lacrimonal, el arco cigomático exhibe lados paralelos, los cuales son ligeramente convergentes anteriormente, el proceso cigomático del maxilar es angosto, apenas más ancho que el que el puente anteorbital, el jugal es largo y muy delgado, conectado por debajo del proceso cigomático del escamosal.

La región interorbital es muy angosta y moderadamente cóncava (Fig. 5), la base de los molares es visible desde una vista dorsal, el margen supraorbital exhibe bordes agudos, el lacrimonal es largo y se proyecta sobre el puente anteorbital. El hueso frontal es moderadamente angosto (en vista dorsal) y ligeramente hinchado (en vista lateral) sin una depresión medial.

El cráneo es redondeado, la sutura fronto-parietal es ligeramente aserrada y convexa, el borde parietal es suave, no forma una cresta, el interparietal es pequeño y en forma de trapezoide, ambas la sutura interparietal-parietal como la sutura interparietal-supraoccipital son dentadas.

La región de paladar es larga y angosta. El diastema es plano (en vista lateral). El foramen incisivo es largo y angosto con márgenes paralelos, posteriormente llegan al alveolo del M1, este cubre la mayor parte del diastema, la porción premaxilar del septum construye una cresta medial que se superpone sobre el vómer, la porción maxilar de septum es moderadamente delgada. El hueso del paladar es moderadamente ancho y largo, se extiende detrás del plano posterior del M3, los canales laterales de palatal son poco profundos. La sutura maxilo-palatina es dentada. El foramen palatal anterior está ubicado cerca de la sutura maxilo-palatina. El foramen posterolateral es ancho y está ubicado anterior a la fosa mesopterigoidea (Fig. 6).

La fosa mesopterigoidea, es angosta y de forma cuadrada, con lados paralelos, el proceso del paladar está ausente; las vacuidades esfenopalatinas son grandes y llegan a la mitad del basiesfenoide. El presfenoide está presente pero es delgado. La fosa parapterigoidea es triangular y ancha sin vacuidades, el proceso parapterigoideo es corto e inflado en la porción distal (Fig. 6).

El foramen lacerum medium es moderadamente abierto, el tabique del aliesfenoides está ausente. La abertura anterior del canal aliesfenoides es más pequeña que la unión del bucinomastectorio y foramen oval. El foramen etmoidal es pequeño y está ubicado a la altura del M2, el etmoturbinal es de tamaño moderado y más pequeño que el foramen esfenopalatino; el foramen esfenopalatino es grande con forma ovoide delimitado por el hueso palatino; el foramen óptico es grande con forma de media luna, el orbitoesfenoides es grande y se superpone apenas al M3 o bordea el M3.

La circulación carotidea corresponde a la condición “primitiva” (sensu Voss, 1988), con un foramen estapedial grande, el canal escamosal-aliesfenoide es

claramente visible, con un foramen esfenofrontal, la carótida interna está ubicada entre la porción ectotimpánica de la bulla auditoria y el hueso petrosal (Fig. 6).

La región auditoria está formada por una bulla ectotimpánica de moderado tamaño. El Tegmen tympani se sobrepone al proceso suspensorio del escamosal; el anillo ectotimpánico es cerrada, el margen dorsal del ectotimpánico se extiende para hacer contacto con el petrosal. El tubo de Eustaquio es largo, este frecuentemente se contacta con el proceso del parapterigoideo (Fig. 6), y más desarrollado que el margen anterior del foramen lacerum medium. El proceso anterior del ectotimpánico (espina estapedial) es de tamaño moderado, raramente llega al margen posterior del aliesfenoides. El martillo y el yunque están expuestos en vista lateral, la lamina del martillo es cuadrada con un largo y delgado manubrio orientado paralelamente, y un bien desarrollado y grande apófisis orbicular ; el processus brevis del yunque es evidente con base redondeada y con la punta parecida a una perilla, el proceso cefálico del martillo exhibe una cresta delgada.

El foramen postglenoideo es más pequeño que el fenestra subescamosal, el proceso hamular del escamosal es moderadamente ancho y llega al hueso mastoideo. La cresta lambdoidea está ausente. El basioccipital es angosto de forma trapezoidal, muestra una espina media que se extiende a la sutura basioccipital – basiesfenoide. El mastoideo (capsula perióstica del petrosal) es de forma cuadrada con una fenestra abierta del mastoideo y un evidente abertura mastoidea-occipital. El cóndilo occipital no es notorio desde una vista dorsal, el proceso paraoccipital es de tamaño moderado, ubicado posteriormente del foramen hipogloso, el foramen magnum es redondeado exhibido desde un plano ventral.

Los incisivos superiores exhiben una orientación ortodonte, las puntas son redondeadas sin canales; la superficie posterior es plana. La topografía molar es

determinada como un patrón tetralofodonte, corona plana (ligeramente hipsodonte); la disposición de las cúspides sobre el M1 es intermedia y sobre el m1 es alterna; la hilera dental tiene una orientación paralela.

El alveolo del M1 está ubicado anterior al foramen incisivo y está ligeramente detrás del margen posterior del plato cigomático. El procingulum del M1 es pequeño y no dividido, el paraflexus tiene una forma triangular y penetra hacia la mitad del M1; el paraflexus y metaflexus son más anchos que el protoflexus y hipoflexus, el paracono es redondeado y más largo que el procingulum, el paracono y metacono es ligeramente más angosto que el protocono y hipocono.

El M2 presenta una forma de “S”, el hipoflexus es ligeramente profundo y es más angosto que el metaflexus; el paraflexus es superficial. El M3 es más pequeño que el M2. El m1 tiene un procingulum que no dividido por un flexido anteromedial y es más pequeño que el metaconido, e igual o más grande que el paraconido, el metaflexido es pequeño o ligeramente profundo. El m2 presenta un evidente protoflexido; el m3 es más pequeño que el m2 (Fig. 7).

El margen ventral de la mandíbula es ligeramente cóncavo, el diastema es corto, con un ángulo ligeramente agudo formado por la raíz del m1. La cresta masetérica superior e inferior convergen anteriormente formando una cresta suave que se extiende al borde anterior del m1, el foramen mentoniano es alto y posicionado sobre la superficie del diastema, el proceso capsular está presente pero pequeño, el proceso coronoides es pequeño, su punta es ligeramente igual al nivel del proceso condilar, la muesca sigmoidea entre ambos es superficial y horizontal, el proceso condilar es redondeado y se extiende al mismo nivel del proceso angular con una bien desarrollada muesca angular.

Comparación. *Phyllotis andium* “amazonas” es comparado con *P. andium* “sensu stricto” y los otros miembros del “grupo amicus/andium” (sensu Steppan et al 2007): *P. gerbillus*, *P. amicus* y *P. pearsoni*.

Phyllotis andium “amazonas” es similar en tamaño que *P. andium* “sensu stricto”, pero las bases del pelaje dorsal es más oscuro (Fig. 3); la cola es más larga (Fig. 4, Tabla 2), la punta del nasal es más angosto, la unión del premaxilar-nasal-frontal está ubicada posteriormente a la unión del maxilar-frontal-lacrimonasal, mientras en *P. andium* “sensu stricto” esta situado anteriormente, la región interorbital es más angosta (Fig. 5); foramen palatal anterior está ubicado cerca de la sutura maxilar-palatina, mientras en *P. andium* “sensu stricto” esta cerca del foramen incisivo o la mitad de la porción maxilar del palatino. Los canales laterales de palatino son más profundos, la carótida interna está ubicada entre la porción ectotimpánica de la bulla auditiva y el hueso petroso, mientras en *P. andium* “sensu stricto” esta entre porción ectotimpánica de la bulla auditiva y el hueso basioccipital, el proceso paraoccipital es más pequeño (Fig. 6); el paraflexus del M2 es más superficial y el protoflexo del m2 es conspicuo (Fig 7).

Phyllotis andium “amazonas” es más grande que *P. amicus*, las orejas son más cortas, la cola es ligeramente más corta (en proporción del tamaño del cuerpo y cabeza), *P. andium* “amazonas” carece de un pequeño pincel en la punta de la cola, el cual está presente en *P. amicus*, el cráneo es más grande, el rostro es más ancho, y la región interorbital es más angosta, la hilera dental es más grande y de orientación paralela, mientras en *P. amicus* diverge anteriormente, la bulla timpánica es más grande (en proporción con el tamaño del cráneo).

P. andium “amazonas” es notoriamente más grande que *P. gerbillus*, la coloración del cuerpo es totalmente diferente, *P. andium* “amazonas” es

dorsalmente acanelado y ventralmente grisáceo, mientras *P. gerbillus* es dorsalmente de color ocre o salmón y blanco en el vientre, *P. andium* “amazonas” presenta un parche auricular pequeño con pocos pelos, pero este es muy evidente en *P. gerbillus*, las patas son más largas, el cráneo es mucho más grande con rostro más robusto, la región interorbital es más angosta y la muesca cigomática es más superficial, la hilera dental es más grande

Observaciones. Las características morfológicas de *Phyllotis andium* “amazonas” coinciden con las del taxón *stenops*. Osgood (1914) describe *Phyllotis andium stenops*, en base a una serie de especímenes del río Utcubamba, 15 millas al norte de Chachapoyas, Perú; así mismo Osgood (1914) también describe *P. tamborum*, sin embargo este último fue descrito basado solo en un espécimen juvenil que, según Pearson (1958); no se diferencia de *P. andium* de Ecuador, en este trabajo se revisó especímenes procedentes de la localidad tipo de *tamborum* los cuales no se diferencian de *stenops*. El nombre *tambarum* sería un sinónimo de *stenops*.

Phyllotis andium “occidental”

Holotipo. Macho adulto colectado el 20 de Julio de 1987 por Cesar Ascorra y depositado en el Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima- Perú, con el número de catálogo MUSM 547 (Fig.8, Fig. 9).

Paratipos Incluye ocho especímenes adultos (MUSM 544, MUSM 545, MUSM 546, MUSM 549, MUSM 550, MUSM 541, MUSM 542, MUSM 543). Medidas selectas del holotipo y paratipos son mostradas en la Tabla 2.

Localidad tipo. Huarochiri, Huarochiri, Lima, Perú aproximadamente 3100 m de altitud. Con coordenadas geográficas 12°8'14.928"S, 76°13'54.984"W

Distribución. Actualmente conocida para el oeste de la Cordillera blanca y Cordillera Waywash, en la vertiente occidental de los andes, desde Ancash hasta Lima (ver Fig. 2).

Medidas. Medidas externas y cráneo-dentales son presentados en la Tabla 3



Figura 8. Vista dorsal, ventral y lateral del cráneo y mandibular de *Phyllotis andium* “occidental” (MUSM 547)



Figura 9. Vista dorsal y ventral de la piel de *Phyllotis andium* "occidental" (MUSM 547).

Tabla 3. Medidas de la serie tipo de *Phyllotis andium* “occidental” de Huarochirí, Huarochiri, Lima, Perú.

Variable	Holotipo 547 * (IV, h)	Paratipo 544 (II, m)	Paratipo 545 (IV, m)	Paratipo 546 (III, m)	Paratipo 549 (V, m)	Paratipo 550 (III, h)	Paratipo 551 (III, m)	Paratipo 552 (IV, f)	Paratipo 553 (V, m)
LT	216.00	185.00	-	-	224.00	225.00	225.00	238.00	223.00
LC	121.00	101.00	-	-	123.00	122.00	120.00	125.00	120.00
LP	24.00	26.00	27.00	26.00	26.00	26.00	26.00	26.00	25.00
LO	22.00	21.00	23.00	22.00	23.00	20.00	21.00	22.00	23.00
LCI	25.40	24.50	26.48	25.35	27.75	24.37	23.90	26.09	27.55
AZ	14.45	13.65	15.15	14.12	-	-	13.45	14.48	15.50
AN	12.76	12.60	13.27	12.65	13.35	13.01	12.48	13.03	13.12
CIO	4.47	4.25	4.34	4.29	4.45	4.27	4.48	4.26	4.19
LR	8.74	8.25	9.46	8.61	9.52	8.66	8.50	9.64	9.83
LN	11.20	10.79	11.60	10.68	12.32	11.13	10.57	11.63	12.33
AR	5.42	4.91	4.99	5.11	5.48	4.62	4.55	4.97	5.60
AMR	4.30	3.96	4.12	4.02	4.45	4.03	4.09	4.18	4.37
LO	9.87	9.47	10.14	9.50	10.60	9.37	9.26	10.08	10.42
LD	7.21	6.88	7.63	7.07	8.30	6.76	6.63	7.65	7.92
LHDM	4.43	4.51	4.74	4.48	4.67	4.57	4.62	4.70	4.73
LFI	6.26	6.27	6.57	6.52	6.90	6.04	5.86	6.70	6.86
AA	5.69	5.64	5.89	5.87	5.85	5.74	5.62	5.99	6.04
ACO	6.39	6.82	6.87	6.77	6.90	6.72	6.67	6.63	6.67
AM	11.10	11.10	11.76	11.39	11.75	11.43	10.75	11.37	11.64
LBO	1.83	1.88	2.09	1.88	2.29	1.70	1.93	2.10	2.54
LFM	3.48	3.54	3.55	3.42	3.80	3.24	3.30	3.63	3.74
AFM	1.46	1.20	1.23	1.24	1.21	1.23	1.26	1.25	1.14
PC	10.07	10.15	10.90	10.51	10.58	10.41	10.01	10.30	10.48
APZ	2.83	2.98	3.00	2.78	3.19	2.89	2.82	3.07	3.28

Números en la cabeza de las columnas representa el número de catálogo del MUSM. Edad y sexo se presentan entre paréntesis., h = hembra, m = macho.

Diagnosis. Pelo largo y suave, con un tono gris y ligeramente amarillento a los costados, cola tenuemente bicoloreada, sutura fronto-nasal esta posterior a la sutura fronto-premaxilar, margen supraoccipital muestra bordes suaves y redondos, foramen palatal anterior localizado cerca a la sutura maxilo-palatina; proceso medial del paladar posterior está presente y muy visible, tubo de Eustaquio corto, no llega al nivel del proceso del parapterigoideo; proceso hamular del escamosal delgado. M2 presenta paraflexus evidentemente profunda, el proteflexido m2 es desarrollado.

Descripción Pelaje grisáceo con pelos dorsales mezclados entre oscuros y acanelados, base gris (Fig. 3), su longitud aproximada es de 13 mm sobre la cadera, la banda dorsal es poco notoria; pelaje ventral es blanquecino compuesto por una banda basal de color gris neutral seguido por una banda blanca; la mancha pectoral está presente pero es poco evidente. Las orejas son relativamente cortas en comparación con sus congéneres con antitrigo ancho. Un pequeño parche auricular está presente, representado por algunos pocos pelos sobre y debajo de las orejas; en anillo orbicular es ausente. La vibrisa geneal, superciliar, submental, interramal y mistacial están presentes; la vibrisa mistacial apenas llega al borde posterior de la oreja cuando se reclina sobre la cabeza.

La superficie dorsal de la pata delantera está cubierta por pelos blancos finos, el penacho ungueal está presente pero es poco denso; el margen de la superficie ventral de las uñas es cerrado en la base; cinco almohadillas están presentes en la palma de la pata delantera, la almohadilla III es anterior a la almohadilla II y IV, el hipotenar es más grande que el tenar; el parche metacarpal es ausente. La pata trasera es delgada y moderadamente larga, con pelos blancos sobre la superficie dorsal, el penacho ungueal está presente pero es escaso, el talón está cubierto por pelos; seis almohadillas están presentes en la planta de la pata trasera, el hipotenar

es posterior de la almohadilla IV, y más pequeño que el tenar, ambos separados por un espacio, la superficie plantar entre las almohadillas es escamosa, el parche metatarsal está ausente.

La cola es apenas más larga que el cuerpo y la cabeza juntos (Fig. 4), este es tenuemente bicoloreada, oscuro encima y pálido gris debajo, ambos el dorso y el vientre son peludos, los pelos a lo largo del eje se extiende más de dos o tres filas de escamas. Hay cuatro pares de mamas en la posición pectoral, torácica, abdominal e inguinal.

El perfil de cráneo es convexo, ligeramente más hinchado sobre la región interorbital, El rostro es corto; en vista dorsal, la capsula nasolacrimonal es moderadamente más ancha que la porción anterior del rostro. El nasal es cónico y largo, con la punta moderadamente ancho, la sutura fronto-nasal esta posterior a la sutura fronto-premaxilar, la unión del premaxilar-nasal-frontal es anterior a la unión maxilar-frontal-lacrimonal. El premaxilar es corto y angosto, este se proyecta ligeramente anterior al plano de los incisivos; el proceso gnático es inconspicuo o muy pequeño. La sutura premaxilar-maxilar es aserrada cerca de los foramen incisivo y más suave sobre la capsula nasolacrimonal (Fig. 5).

El plato cigomático es moderadamente ancho con borde vertical, no presenta un proceso espinoso anterodorsal, la muesca cigomática es profunda el foramen infraorbital es angosto; el puente anteorbital se encuentra por debajo de la superficie dorsal del rostro, este se sobrepone ligeramente y conecta al lacrimonal, el arco cigomático exhibe lados paralelos, los cuales son ligeramente convergentes anteriormente, el proceso cigomático del maxilar es angosto, apenas más ancho que el que el puente anteorbital, el jugal es largo y muy delgado, conectado por debajo del proceso cigomático del escamosal.

La región interorbital es angosta y moderadamente cóncava (Fig. 5), la base de los molares es visible desde una vista dorsal, el margen supraorbital exhibe bordes suaves y redondeados, el lacrimal es largo y se proyecta sobre el puente anteorbital. El hueso frontal es moderadamente angosto (en vista dorsal) y ligeramente hinchado (en vista lateral) sin una depresión medial.

El cráneo es redondeado, la sutura fronto-parietal es ligeramente aserrada y convexa, el borde parietal es suave, no forma una cresta, el interparietal es pequeño y en forma de trapezoide, ambas la sutura interparietal-parietal como la sutura interparietal-supraoccipital son dentadas.

La región de paladar es larga y angosta. El diastema es plano (en vista lateral). El foramen incisivo es largo y angosto con márgenes paralelos, posteriormente llegan al alveolo del M1, este cubre la mayor parte del diastema, la porción premaxilar del septum construye una cresta medial que se superpone sobre el vómer, la porción maxilar de septum es moderadamente delgada. El hueso del paladar es moderadamente ancho y larga, se extiende detrás del plano posterior del M3, los canales laterales de palatal son poco profundos. La sutura maxilo-palatina es dentada. El foramen palatal anterior está ubicado cerca de la sutura maxilo-palatina. El foramen palatino posterior es muy pequeño. El foramen posterolateral es ancho y está ubicado anterior a la fosa mesopterigoidea (Fig. 6).

La fosa mesopterigoidea es angosta y de forma cuadrada, con lados paralelos, el proceso del paladar está presente y es muy visible; las vacuidades esfenopalatinas son grandes y llegan a la mitad del basiesfenoide. El presfenoide está presente pero es delgado. La fosa parapterigoidea es triangular y ancha sin vacuidades, el proceso parapterigoideo es largo y se proyecta hacia afuera (Fig. 6).

El foramen lacerum medium es moderadamente abierto, el tabique del aliesfenoides está ausente. La abertura anterior del canal aliesfenoides es más pequeña que la unión del bucinomasticatorio y foramen oval. El foramen etmoidal es pequeño y está ubicado a la altura del M2, el etmoturbinal es de tamaño moderado y más pequeño que el foramen esfenopalatino; el foramen esfenopalatino es grande con forma ovoide delimitado por el hueso palatino; el foramen óptico es grande con forma de media luna, el orbitoesfenoides es grande y se sobrepone apenas al M3 o bordea el M3.

La circulación carotidea corresponde a la condición “primitiva” (sensu Voss, 1988), con un foramen estapedial grande, el canal escamosal-aliesfenoide es claramente visible, con un foramen esfenofrontal, la carótida interna es grande, ubicado entre el hueso basioccipital y la porción ectotimpánica (Fig. 6).

La región auditoria está formada por una bulla ectotimpánica de moderado tamaño. El Tegmen tympani se sobrepone al proceso suspensorio del escamosal; el anillo ectotimpánico es cerrada, el margen dorsal del ectotimpánico se extiende para hacer contacto con el petrosal. El tubo de Eustaquio es corto, este está al mismo nivel o posterior al margen anterior del foramen lacerum medium, este no llega al nivel del proceso del parapterigoideo (Fig. 6). El proceso anterior del ectotimpánico (espina estapedial) es de tamaño moderado, raramente llega al margen posterior del aliesfenoides. El martillo y el yunque están expuestos en vista lateral, la lamina del martillo es cuadrada con un largo y delgado manubrio orientado paralelamente, y un bien desarrollado y grande apófisis orbicular ; el processus brevis del yunque es evidente con base redondeada y con la punta parecida a una perilla, el proceso cefálico del martillo exhibe una cresta delgada.

El foramen postglenoideo es más pequeño que el fenestra subescamosal, el proceso hamular del escamosal es delgado y llega al hueso mastoideo. La cresta lambdoidea está ausente. El basioccipital es angosto de forma trapezoidal, muestra una espina media que se extiende a la sutura basioccipital – basiesfenoide. El mastoideo (capsula perióstica del petrosal) es de forma cuadrada con una fenestra abierta del mastoideo y un evidente abertura mastoidea-occipital. El cóndilo occipital no es notorio desde una vista dorsal, el proceso paraoccipital es de tamaño moderado, ubicado posteriormente del foramen hipogloso, el foramen magnum es redondeado exhibido desde un plano ventral.

Los incisivos superiores exhiben una orientación ortodonte, las puntas son redondeadas sin canales; la superficie posterior es plana. La topografía molar es determinada como un patrón tetralofodonte, corona plana (ligeramente hipsodonte); la disposición de las cúspides sobre el M1 es intermedia y sobre el m1 es alterna; la hilera dental tiene una orientación paralela.

El alveolo del M1 está ubicado anterior al foramen incisivo y está ligeramente detrás del margen posterior del plato cigomático. El procingulum del M1 es pequeño y no dividido, el paraflexus tiene una forma triangular y penetra hacia la mitad del M1; el paraflexus y metaflexus son más anchos que el protoflexus y hipoflexus, el paracono es redondeado y más largo que el procingulum, el paracono y metacono es ligeramente más angosto que el protocono y hipocono.

El M2 presenta una forma de “S”, el hipoflexus es ligeramente profundo y es más angosto que el metaflexus, el paraflexus es evidentemente profundo. El M3 es más pequeño que el M2. El m1 tiene un procingulum que no dividido por un flexido anteromedial y es más pequeño que el metaconido, e igual o más grande que el

paraconido, el metaflexido es pequeño o ligeramente profundo. El m2 presenta un evidente protoflexido, el m3 es más pequeño que el m2 (Fig. 7).

El margen ventral de la mandíbula es ligeramente cóncavo, el diastema es corto, con un ángulo ligeramente agudo formado por la raíz del m1. La cresta masetérica superior e inferior convergen anteriormente formando una cresta suave que se extiende al borde anterior del m1, el foramen mentoniano es alto y posicionado sobre la superficie del diastema, el proceso capsular está presente pero pequeño, el proceso coronoides es pequeño, su punta es ligeramente igual al nivel del proceso condilar, la muesca sigmoidea entre ambos es superficial y horizontal, el proceso condilar es redondeado y se extiende al mismo nivel del proceso angular con una bien desarrollada muesca angular.

Comparación *Phyllotis andium* “occidental” es comparado con *P. andium* “sensu stricto” y *P. andium* “amazonas”, además con otros miembros del “grupo *amicus/andium*” (sensu Steppan et al 2007): *P. gerbillus* *P. amicus* y *P. pearsoni*.

Phyllotis andium “occidental” tiene la sutura frontal-premaxilar anterior a la sutura frontal-nasal mientras en *P. andium* “sensu stricto” es alineada. *P. andium* “occidental” tiene los supraorbitales suaves y redondos mientras *P. andium* “sensu stricto” los tiene cuadrados (Fig. 5); el foramen maxilar anterior está ubicada cerca de la sutura maxilar-palatal, mientras en *P. andium* “sensu stricto” está cerca al foramen incisivo o a la mitad de la porción maxilar del paladar, el proceso palatal está presente mientras en *P. andium* “sensu stricto” está ausente; el tubo de Eustaquio es más corto (Fig. 6); el proceso hamular es más delgado; el protoflexido del m2 es más evidente (Fig. 7).

Phyllotis andium “occidental” exhibe una coloración grisácea en la base del pelaje dorsal mientras *P. andium* “amazonas” es más oscura (Fig. 3); la cola de *P.*

andium “occidental” es más corta (Fig. 4, Tabla 2); la punta del nasal es más ancho, la sutura frontal-premaxilar es anterior a la sutura frontal –nasal, mientras en *P. andium* “amazonas” es alineada; la unión premaxilar-nasal-frontal está ubicada anteriormente de la unión maxilar-frontal-lacrimonasal, mientras en *P. andium* “amazonas” esta ubicada posteriormente; la región interorbital es más ancha, los márgenes supraorbitales son suaves y redondos mientras en *P. andium* “amazonas” son cuadrados (Fig. 5); el canal lateral palatal es más superficial; el proceso palatal está presente, mientras en *P. andium* “amazonas” está ausente; la carótida interna está ubicado entre la porción ectotimpánica de la bulla auditoria y el basioccipital, mientras en *P. andium* “amazonas” esta entre la porción ectotimpánica de la bulla auditoria y el hueso petroso, el tubo de Eustaquio es más corto, el proceso hamular es más delgado, el proceso paraoccipital es más grande. (Fig. 6); el paraflexus del M2 es más profundo (Fig. 7).

Phyllotis andium “occidental” es más grande en el tamaño del cuerpo que *P. amicus*, las orejas son más cortas, la cola es más corta (en proporción del tamaño del cuerpo y cabeza), *P. andium* “occidental” carece de un pequeño pincel el cual está presente en *P. amicus*, el cráneo es más grande, el rostro es más ancho, y la región interorbital es más angosta, la hilera dental es más grande y de orientación paralela, mientras en *P. amicus* diverge anteriormente, la bulla timpánica es más larga (en proporción con el tamaño del cráneo)

Phyllotis andium “occidental” es más grande que *P. gerbillus*, la coloración del cuerpo es totalmente diferente, *P. andium* “occidental” es dorsalmente acanelado y ventralmente grisáceo, mientras *P. gerbillus* es dorsalmente de color ocre o salmón y ventralmente blanco, *P. andium* “occidental” presenta un pequeño parche auricular, el cual es más evidente en *P. gerbillus*, las patas son más largas, el

cráneo es mucho más grande con rostro más robusto, la región interorbital es más angosta y la muesca cigomática es más superficial, la hilera dental es más grande

P. andium “occidental” es más pequeño que *P. pearsoni*, el pelaje dorsal es más corto y la cola es más larga y tenuemente bicoloreada, el cráneo es más pequeño, el rostro es más esbelto, el arco cigomático (en vista dorsal) es más angosto y la región interorbital es más ancha, la fosa mesopterigoidea en *P. andium* “occidental” es cuadrada mientras en *P. pearsoni* es en forma de “U”, la hilera dental es más pequeña, la mandíbula es más pequeña, el proceso capsular alveolar de los incisivos es evidente mientras en *P. pearsoni* está ausente.

5.2. Análisis morfométrico

En base al análisis morfológico, se comparó las UTOs resultantes, se examinaron 55 especímenes de *Phyllotis andium* “sensu stricto”, 11 especímenes de *P. andium* “amazonas” y 110 especímenes de *Phyllotis andium* “occidental” (Tabla 4), Los test de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk aplicado a cada una de las variables por cada UTO, mostraron que las 20 medidas cráneo-dentales tienen distribución normal (Tabla 5), de acuerdo con Manly (2005), si las variables individuales tienen una distribución normal, se puede suponer que la distribución multivariante también, en tal sentido todas las variables fueron usadas para los siguientes análisis multivariados.

Tabla 4. Numero de especímenes por edad de cada UTO usados en los análisis morfométricos

EDAD	<i>Phyllotis andium</i> “sensu stricto”	<i>Phyllotis andium</i> “amazonas”	<i>Phyllotis andium</i> “occidental”
I	-	-	2
II	4	2	16
III	20	3	59
IV	30	5	33
V	1	-	2
TOTAL	55	11	110

Tabla 5 Resultados mostrando el nivel de significancia del Test univariante de normalidad de Kolmogorov-Smirnov y Shapiro-Wilk para cada uno de las UTOs y de las 20 variables analizadas.

Variable	<i>P. andium</i> "sensu stricto"		<i>P. andium</i> "amazonas"		<i>P. andium</i> "occidental"	
	Kolmogorov-Smirnov	Shapiro-Wilk	Kolmogorov-Smirnov	Shapiro-Wilk	Kolmogorov-Smirnov	Shapiro-Wilk
LCI	0.83	0.79	0.46	0.56	0.87	0.00
AZ	0.56	0.27	0.57	0.84	1.00	0.01
AN	0.94	0.55	0.68	0.46	0.99	0.23
CIO	0.58	0.17	0.72	0.94	0.99	0.76
LR	0.76	0.35	0.89	0.10	0.87	0.05
LN	0.86	0.09	0.26	0.07	0.98	0.00
AR	0.82	0.66	0.30	0.84	1.00	0.03
AMR	0.91	0.58	0.72	0.31	0.99	0.00
LO	0.93	0.05	0.05	0.60	0.94	0.00
LD	0.58	0.01	0.36	0.88	0.92	0.03
LHDM	0.99	0.19	0.81	0.07	0.88	0.49
LFI	0.72	0.71	0.58	0.90	0.98	0.11
AA	0.60	0.69	0.67	0.48	0.87	0.01
ACO	0.80	0.46	0.54	0.20	0.83	0.06
AM	0.28	0.00	0.87	0.62	0.97	0.54
LBO	0.09	0.39	0.97	0.18	0.73	0.75
LFM	0.75	0.21	0.78	0.05	0.99	0.02
AFM	0.93	0.47	0.91	0.05	0.48	0.90
PC	0.88	0.24	0.64	0.18	0.99	0.00
APZ	0.83	0.02	0.18	0.30	0.87	0.00

5.2.1. Análisis de variación no geográfica

Se evaluó la variación no geográfica con respecto al sexo y edad a cada una de las tres UTOs mencionadas anteriormente mediante el Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA). Los resultados muestran que no existen diferencias entre hembras y machos, por lo contrario sí se puede ver diferencias entre edades (ANEXO 1), por lo que se llevó a cabo un test de Turkey apareando cada una de las edades, (I vs II; I vs III; I vs IV; I vs V; II vs III; III vs IV; III vs V; IV vs V).

Phyllotis andium “sensu stricto” muestra algunas diferencias significativas, *P. andium* “amazonas” no muestras mayores diferencias significativas, sin embargo en *P. andium* “occidental” si se puede observar que todas las variables muestran significancia, en está solo el análisis entre la edad IV y V no mostraron valores significativos (ANEXO 2); de esta manera se decidió usar las edades IV y V de todas las UTOs para desarrollar el análisis de variación geográfica.

5.2.2. Análisis de variación geográfica

En base a los resultados anteriores solo las edades IV y V fueron usadas en este análisis, así mismo tanto hembras y machos. Tres factores con autovalores mayores a uno (>1.00) resultaron de la extracción, el primer componente (CP 1) cuenta con el 59.66% de variación, el segundo componente (CP 2) con 9.44% y el tercer componente (CP 3) con 6.89%, los cuales suman 74.98% del global de la variación (Tabla 6).

Tabla 6. Peso de los tres primeros factores extraídos del análisis de componentes principales (CP) de 20 variables por cada uno de las UTOs, ver en el texto definiciones y abreviaciones de las variables.

Variable	CP 1	CP 2	CP 3
LCI	0.96	0.12	-0.07
AZ	0.94	0.02	0.09
AC	0.63	-0.33	0.38
CIO	0.42	-0.74	0.03
LR	0.9	0.17	-0.19
LN	0.91	0.08	-0.2
AR	0.93	0.06	0.01
ARM	0.85	-0.05	0.2
LO	0.84	0.25	-0.06
LD	0.89	0.07	-0.23
LHDM	0.63	-0.38	-0.34
LFI	0.88	0.15	-0.35
AA	0.81	-0.27	0.22
ACO	0.76	-0.21	0.28
AM	0.74	-0.2	0.18
LBO	0.06	0.63	0.58
LFM	0.68	0.3	-0.18
AFM	0.6	0.21	0.24
PC	0.83	-0.2	0.16
APC	0.61	0.46	-0.04
Auto valor	11.93	1.89	1.18
% Varianza	59.66	9.44	5.89
% Acumulado	59.66	69.09	74.98

En la Fig. 8 podemos observar la proyección de cada uno de los especímenes en el morfoespacio; El primer componente versus el segundo componente, y el primer componente versus el tercer componente muestran que *Phyllotis andium* “sensu stricto” y *P. andium* “amazonas” se encuentran solapados y localizados sobre el lado negativo del primer eje, también se muestra que ambos UTOs están separados de *P. andium* “occidente”, el cual está localizado en el lado positivo.

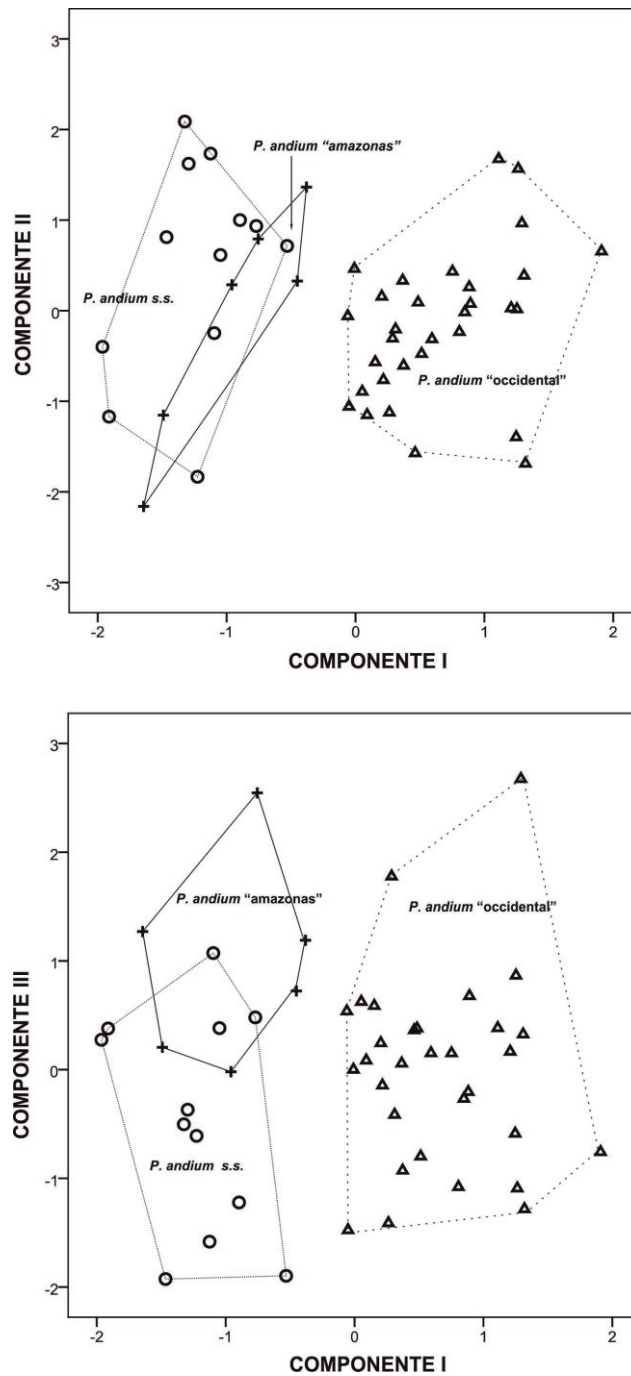


Figura 10. Proyección de los score de especímenes para los componentes 1 versus 2 (arriba) y 1 versus 3 (abajo), extraídos de análisis de componentes principales, comparando *Phyllotis andinum* "sensu stricto". *Phyllotis andinum* "amazonas" y *Phyllotis andinum* "occidentale".

6. DISCUSIÓN

En los últimos años el conocimiento de la taxonomía del género *Phyllotis* se ha incrementado con la descripción de tres nuevas especies: *P. anitae* y *P. alisosiensis* de Argentina (Jayat *et al.*, 2007, Ferro *et al.*, 2010) y *P. pearsoni* de Perú (Pacheco *et al.*, 2014). Además con el reconocimiento de dos nuevos taxa en este estudio, el número de especies podría aumentar de 16 a 18, sin embargo se pone de manifiesto que se necesitan llevar a cabo más estudios taxonómicos para determinar los límites de especies dentro del género. Enfocándonos en las especies del género *Phyllotis* que tienen distribución septentrional (Norte de Perú y Ecuador) notamos que la información sobre la sistemática de este género es escasa, el más reciente estudio filogenético, basado sobre datos moleculares (Steppan *et al.*, 2007) no incluyó a *P. haggardi* y *P. definitus*, aunque el último taxón fue discutido por Pacheco *et al.* (2014) quien menciona que está citogeneticamente relacionado con *P. pearsoni*. A pesar de los estudios clásicos que se ocupan de las especies del norte (Osgood, 1914; 1915; Thomas, 1926a; 1926b; Pearson, 1958; Hershkovitz, 1962) y el reciente descubrimiento de *P. pearsoni* (Pacheco, *et al.*, 2014), se sugiere que otros taxa necesitan urgentemente estudios sistemáticos; por ejemplo, *P. amicus*, parece incluir una especie distinta en Lima (Steppan *et al.*, 2007.), *P. definitus* no tiene resuelta su posición filogenética, y la especie ecuatoriana *P. haggardi* carecen de una revisión moderna y no hay ninguna hipótesis sobre su filogenética.

Previas observaciones realizadas por Pearson (1958) y Hershkovitz (1962) sobre las poblaciones de *Phyllotis andium* concluyen en designar a este taxón como monotípico; contrariamente el presente análisis taxonómico sugiere que *Phyllotis*

andium es un complejo de especies conformado por tres diferentes taxa que pueden ser diferenciados morfológicamente el uno al otro y con distribuciones totalmente alopátricas: *P. andium* “sensu stricto” que se distribuye desde Ecuador hasta Huánuco en Perú; *P. andium* “amazonas”, que está restringido al margen derecho del río Marañón, y *P. andium* “occidental” que se encuentra en la vertiente occidental de los andes, desde Ancash hasta Lima.

P. andium “sensu stricto” corresponde a la especie tipo descrita por Thomas (1912), en este estudio se considera a *melanius* y *fruticicolus* como sinónimos tal y como Pearson (1958) menciona en su revisión. Hershkovitz (1962) indicó que la distribución geográfica de *P. andium* se extiende desde Tunguara, Ecuador hasta Lima, Perú, incluyendo el departamento de Amazonas, sin embargo con el reconocimiento de *P. andium* “amazonas” y *P. andium* “occidental”, su distribución se reduciría desde Tungurahua, Ecuador hasta Huánuco, Perú; en éste análisis se encontraron algunas variaciones morfológicas entre las poblaciones del norte y sur de la distribución (ver variaciones en el texto); se observa que *P. andium* “sensu stricto” atraviesa la depresión de Huancabamba (Fig. 2), el cual es un accidente geográfico considerado como un corredor que conecta la región amazónica con la costa Pacífica en el norte de Perú (Gentry, 1982; Patterson *et al.*, 1992) separando la distribución norte y central andina de algunas aves, reptiles, anfibios y mamíferos (Vuilleumier, 1969; Parker III *et al.*, 1985; Cannatella, 1982; Cadle, 1991; Duellman y Wild, 1993; Reig, 1986; Pacheco, 2002); sin embargo Lunde y Pacheco (2003) mencionan que la depresión de Huancabamba no representa barrera para el género *Caenolestes*, de la misma forma, en este trabajo, se acepta esa hipótesis y se sugiere que Huancabamba tampoco es una barrera para el género *Phyllotis*, no

obstante este accidente geográfico influenciaría para una variación clinal de las poblaciones de *P. andium* “sensu stricto”.

Los análisis morfológicos muestran que *P. andium* “amazonas” es muy diferente de las otras UTOs, la longitud de la cola (LC) tiene un promedio mayor (ver tabla 2), se corrobora las medidas tomadas por Osgood (1914), Pearson (1958) y Hershkovitz (1962) quienes mencionan que la cola varía entre 120 a 132 mm, mientras que en las otras poblaciones esta entre 110 a 125 mm; además, observamos que la constricción interorbital (COI) es más angosta (ver tabla 2), igualmente Osgood (1914) midió 4 mm en promedio, inferior a las demás poblaciones. Steppan (1995: carácter 62) señala que la carótida interna se encuentra limitado por el basioccipital y el ectotimpánico en todas las especies del género *Phyllotis*, contrariamente *P. andium* “amazonas” no cumple esta condición, pues la carótida es limitado por el petrosal y el ectotimpánico (Fig. 6); se muestra que el nasal es muy angosto, coincidiendo con las observaciones de Osgood (1914) quien menciona que los especímenes de amazonas “son caracterizados principalmente por la angostura de los nasales”. Geográficamente las localidades de colecta sugiere que el rango de distribución de *P. andium* “amazonas” comprende el margen derecho del río Marañón, en el departamento de Amazonas. Relacionado a la nomenclatura, el nombre que correspondería asignar para este taxón sería “*stenops*”, apoyando la descripción realizada por Osgood (1914), por lo tanto *tamborum* quedaría como sinónimo.

Los resultados, basados tanto en morfología como en morfometría muestran que los especímenes de la vertiente occidental de los Andes, desde el departamento de Ancash a Lima, representan un taxón diferente, aquí se lo nombra como *P. andium* “occidental”. Estas observaciones no son nuevas, Pearson (1958) y

HersHKovitz (1962) igualmente, mencionaron que el proceso del paladar es muy evidente en las poblaciones de Lima, otro carácter diferente es el tubo de Eustaquio, Steppan (1995: carácter 63) menciona que en *Phyllotis andium* presenta un tubo de Eustaquio subigual al lóbulo posterior del parapterigoideo, contrariamente *P. andium* “occidental” presenta un tubo de Eustaquio corto, y nunca llega al parapterigoideo. Adicionalmente en éste trabajo se describen otras características morfológicas que apoyan la hipótesis de que esta población se trata de un nuevo taxón. No existe ningún nombre previamente usado para este taxón, por lo que se considera que *P. andium* “occidental” representaría una especie nueva, no descrita,

La diversificación de los tres taxa aquí mencionadas podría estar relacionada con la orogenia andina, se identifica dos importantes zonas geográficas: La cuenca del río Marañón, que aísla a *P. andium* “amazonas” sobre el margen derecho del río Marañón en el departamento de Amazonas, y las Cordillera blanca que limitan a *P. andium* “occidental” a la vertiente occidental de los andes, estos mismo patrones geográficos han sido observados en otros taxa, La cuenca del Marañón, en el norte del Perú, es caracterizado por ser profundo y angosto, lo que ha contribuido al aislamiento de muchas especies hacia el margen derecho (Hernández y Young, 2007) convirtiéndose en un área de endemismo importante para aves (Cracraft 1985; Weir 2009; Franke *et al.*, 2007), anfibios (Aguilar *et al.*, 2007) y mamíferos (Pacheco *et al.*, 2007); Jiménez *et al.* (2013) sugiere que el río Marañón es una barrera para el género *Akodon* apoyando la hipótesis de Pacheco (2002), en este trabajo también se sugiere que el género *Phyllotis* también es influenciado por este río. La Cordillera blanca representa un rasgo topográfico muy importante en la región (Mani, 1968); su reciente levantamiento, por encima de los 6000 m de altitud, (Picard *et al.* 2008) divide la distribución de mamíferos y aves para la vertiente

occidental y oriental de los andes (Pacheco, 2002; Pacheco *et al.*, 2009 Schulenberg *et al.*, 2010); otras dos especies de *Phyllotis* que están separados por la Cordillera blanca son *P. definitus* y *P. pearsoni*, estos son morfológicamente diferentes, pero evidencia citogenética sugiere que son estrechamente relacionados (Pacheco *et al.*, 2014), lo cual permite inferir que la Cordillera blanca es una barrera geográfica para *Phyllotis*.

7. CONCLUSIONES

Phyllotis andium es un complejo conformado por tres diferentes taxa.

Existen diferencias morfológicas y morfométricas que permiten separar a *P. andium* en tres UTOs. *P. andium* “sensu stricto”, *P. andium* “amazonas”, y *P. andium* “occidental”.

P. andium “sensu stricto” la cual corresponde a la descripción original de la especie, se distribuye desde Tungurahua en Ecuador hasta Huánuco en Perú;

P. andium “amazonas”, que corresponde al taxón “stenops”, distribuido, al este del río Marañón en el departamento de Amazonas.

P. andium “occidental” que corresponde a un taxón nuevo, el cual se distribuye en la vertiente occidental de los andes, desde el departamento Ancash hasta el departamento de Lima.

Se determina dos barreras geográficas que influyen en la especiación del género *Phyllotis*, la cuenca del río Marañón y la Cordillera blanca.

8. RECOMENDACIONES

Los estudios taxonómicos basados en morfología y morfometría son fundamentales para delimitar especies, sin embargo actuales técnicas moleculares dan mayor respaldo, por lo que se recomienda realizar estudios moleculares, con genes mitocondriales y nucleares para poner en prueba la hipótesis de separar a *Phyllotis andium* en tres taxa.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abdala F. & Díaz M.M. 2000. Anatomía craneana de *Akodon albiventer* (Rodentia, Muridae, Sigmodontinae). Iheringia, serie Zoología 88:33-50.

Aguilar C., Arangüena L., Córdova J.H., Embert D., Hernandez P.A., Paniagua L., Tovar C. & Young B.E. 2007. Anfibios. In: B.E. Young, ed. Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes en Perú y Bolivia. NatureServe, Arlington, Virginia. Pp. 35-39.

Anthony H.E. 1924. Preliminary report on Ecuadorean mammals. No. 4. American Museum Novitates 114, 1–6.

Arana M., Ramírez O., Santa Maria S., Kunimoto C., Velarde R., De la Cruz C. & Ruíz M.L. 2002. Population density and reproduction of two Peruvian leaf-eared mice (*Phyllotis* spp.). Revista Chilena de Historia Natural 75: 751–756.

Braun J.K. 1993. Systematic relationships of the tribe Phyllotini (Muridae: Sigmodontinae) of South America. Oklahoma Museum of Natural History. Special Publications 1-50.

Cabrera A & Yepes J. 1940. Mamíferos sud-americanos. Historia Natural Ediar. Compañía Argentina de editores, Buenos Aires, 370 pp.

Cadle J.E. 1991. Systematics of lizards of the genus *Stenocercus* (Iguania: Tropiduridae) from northern Peru: new species and comments on relationships and distribution patterns. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 143: 1–96.

Cannatella D.C. 1982. Leaf-frogs of the *Phyllomedusa perinesos* group (Anura: Hylidae). Copeia 1982(3): 501–513.

Carleton M.D. & Musser G.G. 1989. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microryzomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History 191: 1-83.

Carleton M.D. 1980. Phylogenetic Relationships in Neotomine-Peromyscine Rodents (Muridea) and a Reappraisal of the Dichotomy within New World Cricetinae. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan 157:1- 146.

Cerro R. 2005. Ecología poblacional comparada entre un roedor nativo y uno introducido en dos microhábitats en las Lomas de Lachay. Tesis para optar el Título de Licenciado en Ciencias con mención en Biología. Facultad de Ciencias y Filosofía. Universidad peruana Cayetano Heredia.

Cracraft J. 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. Ornithological Monographs 36: 49–84.

Crespin L. & Lima M. 2006. Supervivencia adulta y dinámica poblacional del lauchón orejudo *Phyllotis darwini* en Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 79:295–308.

Duellman W.E. & Wild E.R. 1993. Anuran amphibians from the Cordillera de Huancabamba, northern Peru: systematics, ecology, and biogeography. Occasional Papers of the Museum of Natural History University of Kansas 157: 1-53.

Ellerman J.R. 1941. The families and genera of living rodents. Vol.2. Family Muridae. British Museum of Natural History, London. 690 pp.

Ferro L. I., Martínez J. J. & Barquez R. M. 2010. A new species of *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontidae) from Tucumán province, Argentina. Mammalian Biology 75:523–537.

Franke I., Hernandez P.A., Herzog S.K., Paniagua L., Soto A., Tovar C., Valqui T & Young B.E. 2007. Aves. In: B.E. Young, ed. Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes en Perú y Bolivia. NatureServe, Arlington, Virginia. Pp 46-53.

Gentry A.H. 1982. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge. In: G.T. Prance, ed. Biological diversification in the tropics. Columbia University Press, New York. Pp 112-136.

Gyldenstolpe N. 1932. A manual of Neotropical sigmodont rodents. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar Tredje Serien 11 (3): 1-64.

Hernandez P.A. & Young B.E. 2007. Síntesis. In: B.E. Young, ed. Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes en Perú y Bolivia. NatureServe, Arlington, Virginia. Pp 54-59.

Hershkovitz P. 1962. Evolution of Neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. Fieldiana: Zoology 46:1-524.

Jayat J.P., D'Elfa G., Pardiñas U.F.J. & Namen J.G. 2007. A new species of Phyllotis (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) from the upper montane forest of the Yungas of northwestern Argentina. In: Kelt D.A., Lessa E.P., Salazar-Bravo J. y Patton J. L., eds. The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson. University of California Publications in Zoology 134. Pp. 775–798.

Jiménez C.F., Pacheco V. & Vivas D. 2013. An introduction to the systematics of *Akodon orophilus* Osgood, 1913 (Rodentia: Cricetidae) with the description of a new species. Zootaxa 3669 (3): 223–242.

Johnson, R.A. & Wichern, D.W. 1999. Applied multivariate statistical analysis. Upper Saddle River, New Jersey.

Lima M & Jaksic F. M. 1999. Survival, Recruitment and Immigration Processes in Four Subpopulations of the Leaf-Eared Mouse in Semiarid Chile. *Oikos* 85(2): 343-355.

López-Cortés F., Cortés A., Miranda E., & Rau J.R. 2007. Dietas de *Abrothrix andinus*, *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) y *Lepus europaeus* (Lagomorpha) en un ambiente altoandino de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 3–12.

Lunde D. P., Pacheco V. 2003. Shrew opossums (Paucituberculata: Caenolestes) from the Huancabamba region of east Andean Peru. *Mammal Study*, 28: 145-148.

Mani M.S. 1968. Ecology and biogeography of high altitude insects. The Hague: W. Junk.

Manly, B.F.J. 2005. Multivariate Statistical Methods: A Primer. Chapman & Hall/CRC, New York.

Musser G.M. & Carleton M.D. 2005. Superfamily Muroidea. In: Wilson, D.E & Reeder, D.M. Eds., *Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference*. Third ed. The John Hopkins University Press, Baltimore. Pp. 894–1531.

Myers P., Patton J.L. & Smith M.F. 1990. A review of the boliviensis group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae) with emphasis on Peru and Bolivia. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 177: 1–89.

Osgood, W.H. 1914. Mammals of an expedition across northern Peru. *Field Museum of Natural history Zoology series* 10(12):143-185.

Osgood, W.H. 1915. New mammals from Brazil and Peru. *Field Museum of Natural history Zoology series* 10(12):187-198.

Osgood, W. H. 1943. The mammals of Chile. . Field Museum of Natural history Zoology series 30: 1-268.

Osgood W. H. 1944. Nine new South American rodents. Field Museum of Natural history Zoology series 29: 191-204.

Osgood W. H. 1947. Cricetine rodents allied to *Phyllotis*. Journal of Mammalogy 28: 165-174.

Pacheco V., Quintana, H.L., Hernandez, P. A., Paniagua, L., Vargas, J. & Young B.E. 2007. Mamíferos. In: B.E. Young, ed. Distribución de las especies endémicas en la vertiente oriental de los Andes en Perú y Bolivia. NatureServe, Arlington, Virginia. Pp. 40-45.

Pacheco V. 2002. Mamíferos del Perú. En: G. Ceballos y J. Simonetti, eds. Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales. Conabio-UNAM. México, D.F. Pp. 503-550.

Pacheco V. 2003. Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. Ph D. dissertation. The City University New York, New York, USA.

Pacheco V., Cadenillas R., Salas E., Tello C. & Zeballos H. 2009. Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú, Revista Peruana de Biología 16 (1): 5-32

Pacheco V., Rengifo E. M. & Vivas D. 2014. A new species of Leaf-eared Mouse, genus *Phyllotis* Waterhouse, 1837 (Rodentia: Cricetidae) from northern Peru. *Therya* 5(2): 481–508.

Pardiñas U.F.J. Udrizar Sauthier D.E & Teta P. 2009. Roedores del extremo sudoriental Continental de Argentina. *Mastozoología Neotropical* 16: 471–473.

Parker III T.A., Schulenberg T.S., Graves G.R. & Braun M.J. (1985) The avifauna of the Huancabamba region, northern Peru. Ornithological Monographs 36: 169–197.

Patterson B.D., Pacheco V. & Ashley M.V. 1992. On the origins of the western slope region of endemism: systematics of fig-eating bats, genus *Artibeus*. En Young, K.R. & Valencia, N. Eds. Biogeografía, ecología y conservación del bosque montano en el Perú. Mememorias del Museo Historia Natural. Vol. 21. UNMSM, Lima. Pp. 189–205.

Pearson O.P. 1958. A taxonomic revision of the rodent genus *Phyllotis*. University of California Publications in Zoology 56: 391–477.

Pearson O.P. 1972. New Information on ranges and relationships within the rodent genus *Phyllotis* in Peru and Ecuador. Journal of Mammalogy 53(4): 667–686.

Pearson O.P. & Patton J.L. 1976. Relationships among South American phyllotine rodents based on chromosome analysis. Journal of Mammalogy 57: 339–350.

Picard D., Sempere T., Plantard, O. 2008. Direction and timing of uplift propagation in the Peruvian Andes deduced from molecular phylogenetics of highland biotaxa. Earth and Planetary Science Letters 271: 326–336

Pizzimenti, J. J., & De Salle, R. 1980. Dietary and morphometric variation in some Peruvian rodent communities: the effect of feeding strategy on evolution. Biological Journal of the Linnean Society 13: 263–285.

Reig O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. In: Vuilleumier, F. & Monasterio, M. eds. High altitude tropical biogeography. Oxford University Press, New York. Pp. 404–439.

Salazar-Bravo J., Pardiñas U. F. J., & D'elía G. 2013. A phylogenetic appraisal of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae) with emphasis on phyllotine genera: systematics and biogeography. *Zoologica Scripta* 42:250–261

Schulenberg T.S., Stotz D.F., Lane D.F., O'Neill J.P. & Parker III, T.A. 2007. *Birds of Peru*. Princeton University Press, New Jersey, NJ.

Steppan, S.J. 1995 Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana: Zoology, new series* 80:1-112.

Steppan, S.J. 1998. Phylogenetic relationships and species limits within *Phyllotis* (Rodentia: Sigmodontinae): concordance between mtDNA sequence and morphology. *Journal of Mammalogy* 79: 573–593.

Steppan S.J., Ramirez O., Banbury J., Huchon D., Pacheco V., Walker L.I. & Spotorno A.E. (2007) A molecular reappraisal of the systematics of the leaf-eared mice *Phyllotis* and their relatives. In: Kelt D.A., Lessa E.P., Salazar-Bravo J. y Patton J. L., eds. *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*. University of California Publications in Zoology 134. Pp. 799-826.

Tate G.H.H. 1932. The taxonomic history of the South American cricetid genera *Euneomys* (subgenera *Euneomys* and *Galenomys*), *Auliscomys*, *Chelemyscus*, *Chinchillula*, *Phyllotis*, *Paralomys*, *Graomys*, *Eligmodontia* and *Hesperomys*. *American Museum Novitates* 541: 1-21.

Thomas, O. 1884. On a collection of *Muridae* from central Peru. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1884: 447-458.

Thomas, O. 1900. New Peruvian species of *Conepatus*, *Phyllotis* and *Akodon*. *The Annals and magazine of natural history ser. 7*, 6: 466-469.

Thomas, O. 1912. New bats and rodents from S. America. The Annals and magazine of natural history, ser. 8, 10: 403–411.

Thomas, O. 1913. New forms of *Akodon* and *Phyllotis*, and a new genus for “*Akodon*” *teguina*. The Annals and magazine of natural history, ser. 8, 11: 404–409.

Thomas, O. 1916. On the grouping of the South American Muridae that have been referred to *Phyllotis*, *Euneomys* and *Eligmodontia*. The Annals and magazine of natural history ser. 8, 17: 139-143.

Thomas, O. 1926a. The Godman-Thomas Expedition to Peru II. On mammals collected by Mr. R.W. Hendee in North Peru between Pacasmayo and Chachapoyas. The Annals and magazine of natural history Ser 9, 17: 610–616.

Thomas, O. 1926b. The Godman-Thomas Expedition to Peru III. On mammals collected by Mr. R.W. Hendee in North Peru in Chachapoyas region of North Peru. The Annals and magazine of natural history Ser 9, 18: 156–167.

Tirira D. 2007. Mamíferos del Ecuador, Guía de Campo. Publicación Especial 6. Ediciones Murciélagos Blanco. Quito.

Voss R.S. 1988. Systematics and ecology of Ichthyomyine rodents (Muroidea): Patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. Bulletin of the American Museum of Natural History 188: 259-493.

Voss R.S. & Carleton M.D. 1993. A new genus for *Hesperomys molitor* Winge and *Holochilus magnus* Hershkovitz (Mammalia, Muridae): with an analysis of its phylogenetic relationships. American Museum Novitates 3085: 1–39.

Voss R.S. 1988. Systematics and ecology of ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. Bulletin of the American Museum of Natural History 188: 259–493.

Voss R.S. 1991. An introduction to the neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History 210: 1–113

Voss R.S. 1993. A revision of the Brazilian muroid rodent genus *Delomys*: with remarks on "thomatomyine" characters. American Museum Novitates 3073: 1–44.

Vuilleumier F. 1969. Pleistocene Speciation in Birds living in the High Andes. *Nature*, 223, 1179-1180.

Waterhouse G.R. 1837. Characters of new species of the genus *Mus*, from the collection of Mr Darwin, Proceedings of the Zoological Society of London 15-21, 27-29.

Weir J.T. 2009. Implications of genetic differentiation in Neotropical montane forest birds. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96:410–433.

Zeballos H. & Vivar E. 2008. *Phyllotis andium*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.2. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 25 October 2014.

GACETERO

La siguiente lista incluye todos los especímenes y localidades usados en este estudio.

***Phyllotis gerbillus* (n=4)**

PERU: PIURA: Sechura, Sechura, Médano Tres Brazos, a 10.2 Km E de Sechura (5°33'36.468"S, 80°43'43.14"W. MUSM 20936); Piura: Sechura, Sechura Cerro Illescas -81.025 (5°56'0"S, 81°1'30"W. MUSM 2479, MUSM 2480); Piura, Paita Colán, ca Colan -5.0061 -81.0581 (5°0'21.96"S, 81°3'29.16"W. MUSM 2481)

***Phyllotis amicus* (n=4)**

PERU: PIURA: Sechura, Sechura, Cerro Illescas, a 58.4 Km S de Sechura (6°3'10.692"S, 80°59'14.316"W. MUSM 20933, MUSM 20934, MUSM 20935, MUSM 40862)

***Phyllotis andium* “sensu stricto” (n=173)**

ECUADOR: CHIMBORAZO: [1] Quebrada Chalan (1°45'44"S, 78°39'10.246" W. AMNH 66620, AMNH 66621, AMNH 66622, AMNH 66623); AZUAY: [2] Yunguilla Valley (3°25'58.8"S, 79°10'58.8"W. FMNH 53310, FMNH 53311, FMNH 53312, FMNH 53313, FMNH 53314, FMNH 53315); EL ORO: [3] Zaruma, Taraguacocha, Cordillera de Chilla (3°40'0"S, 79°40'0"W. AMNH 47650A); LOJA: [4] Loja, Paltas, Guachanama (4°1'59.999"S, 79°52'59.999"W. AMNH 47799, AMNH 47800)

PERU: PIURA: [5] Ayabaca , Ayabaca La Huaca (4°30'15.657"S, 79°44'15.69"W. PCP 745, PCP 748); [6] Ayabaca, Ayabaca Samaco (4°31'44.446"S, 79°37'3.843"W. PCP 7585); [7] Ayabaca, Sicchez Ambasal (4°35'3.62"S, 79°44'32.485"W. PCP 609); [8] Ayabaca, Montero Taylín (4°37'32.033"S, 79°50'55.604"W PCP 1619); [9] Huancabamba, Huancabamba, Jicate (5°9'8.541"S, 79°30'33.178"W. PCP 1025); [10] Huancabamba, Huancabamba, Socchapampa (5°15'0.61"S, 79°25'33.945"W.

PCP 2365); [11] Huancabamba, Sondorillo La Soccha (5°15'32.884"S, 79°38'17.994"W. PCP 11); [12] Huancabamba, Huancabamba Cajas Capsol (,5°16'6.708"S, 79°27'25.884"W. PCP 6733); [13] Huancabamba, Sondor Cashacoto (5°17'27.06"S, 79°25'26.796"W. PCP 6234); [14] Huancabamba Chamanan (5°18'3.743"S, 79°27'20.857"W. PCP 6761); [15] Huancabamba, Sondorillo Siclamache (5°19'24.696"S, 79°26'15.486"W. PCP 1338); [16] Huancabamba, Sondorillo Limón (5°19'25.416"S, 79°27'49.969"W. PCP 7487); [17] Huancabamba, Nuevo Progreso (5°19'48.792"S, 79°24'11.808"W, MUSM 21738); [18] Huancabamba, Sondorillo Lanche (5°20'7.123"S, 79°28'12.044"W PCP 7480, PCP 7482, PCP 7562); [19] Huancabamba, Sondorillo Lacchán (5°20'39.988"S, 79°27'22.082"W. PCP 7309); [20] Huancabamba, Canchaque Laguna del Toro (5°20'47.912"S, 79°37'21.439"W. PCP 326); [21] Huancabamba, Canchaque Maraypampa (5°21'4.823"S, 79°38'21.298"W. PCP 7142, PCP 7149); [22] Huancabamba, Sondorillo Tierra Negra (5°21'58.243"S, 79°29'22.51"W. PCP 7474); [23] Huancabamba, Sondorillo Uchupata (5°23'3.747"S, 79°28'35.772"W. PCP 7470, PCP 4027, PCP 4024) PCP 7469); [24] Huancabamba, Tuluze (5°28'8.292"S, 79°21'3.852"W. MUSM 21739, MUSM 21740); [25] Huancabamba, El Faique Chococá (5°29'42.641"S, 79°34'51.791"W. PCP 209, PCP 234); [26] Huancabamba, Huarmaca Moye (5°31'49.558"S, 79°27'24.79"W. PCP 1555); [27] Huancabamba, Huarmaca Rosas (5°32'32.198"S, 79°29'50.368"W. PCP 7495); [28] Porculla pass (5°49'59.988"S, 79°30'0"W. MVZ 138077, MVZ 138078); [29] 2 km W Porculla Pass (5°51'0"S, 79°32'5.028"W. MVZ 138061, MVZ 138079, MVZ138080, MVZ 138081, MVZ 138082, MVZ 138083, MVZ 138084, MVZ 138085, MVZ 138086); LAMBAYEQUE: [30] 21 km E and 7 km N Olmos (5°53'12.12"S, 79°35'37.212"W. MVZ 138041, MVZ 138042); [31] Lambayeque Lambayeque Salas

El Naranjo (6°3'51.509"S, 79°28'33.617"W. PCP 6454); [32] Lambayeque, Salas, Penachi (6°10'1.368"S, 79°28'27.36"W. PCP 6257); [33] Ferreñafe, Uyurpampa (6°13'11.892"S, 79°21'44.496"W. MUSM 21793, MUSM 21794, MUSM 21795, MUSM 21796, MUSM 21798, MUSM 21799); [34] Lambayeque Lambayeque Salas El Banco (6°14'18.335"S, 79°32'2.189"W. PCP 6470, PCP 7048, PCP 7058); [35] Lambayeque Lambayeque, Salas Higuerón (6°15'4.868"S, 79°29'25.896"W. PCP 7350, PCP 7566); [36] Ferreñafe Puycate (6°15'42.804"S, 79°23'49.488"W. MUSM 21770, MUSM 21773, MUSM 21775, MUSM 21776, MUSM 21779, MUSM 21782, MUSM 21783, MUSM 21784, MUSM 21786, MUSM 21787, MUSM 21788, MUSM 21789, MUSM 21791); CAJAMARCA: [37] Cajamarca San Ignacio Tabaconas Manchara (5°20'31.808"S, 79°14'49.096"W. PCP 6141); [38] San Miguel San Gregorio La Pajilla (7°1'54.804"S, 79°5'40.884"W. PCP 5795); LA LIBERTAD: [39] Sánchez Carrión Sanagorán Sanagorán (río Chuyuhual) (7°47'7.908"S, 78°8'55.392"W. MUSM, 24750, MUSM 24751, MUSM 24752, MUSM 24753, MUSM 24754); [40] Otuzco Usquil Coina (cuenca del río Pereji, alt. Hostería El Sol) (7°48'12.672"S, 78°22'4.26"W. MUSM 24900); [41] Daniel A.Carrión Huamachuco La Arena (7°52'30.144"S, 78°8'28.752"W. MUSM 24127, MUSM 24128, MUSM 24129, MUSM 24130, MUSM 24131, MUSM 24132, MUSM 24133, MUSM 24134, MUSM 24159, MUSM 24160, MUSM 24161, MUSM 24162, MUSM 24163, MUSM 24164, MUSM 24165, MUSM 23144); [42] Santiago de Chuco Quiruvilca Lagunas Norte, río Perejil (San Pedro) (7°55'22.908"S, 78°16'37.992"W. MUSM 24749 ; [43] Santiago de Chuco Quiruvilca Quebrada Negra (7°56'17.52"S, 78°12'58.644"W. MUSM 23186); [44] Santiago de Chuco Quiruvilca Lagunas Norte, río Perejil (San Pedro) (7°56'20.436"S, 78°16'39.972"W. MUSM 24901, MUSM 24902); [45] 5 mi SW Otuzco (7°57'5.22"S, 78°38'5.748"W. MVZ 138044, MVZ138045, MVZ 138046,

MVZ 138047, MVZ 138048, MVZ 138049, MVZ 138050, MVZ 138051, MVZ 138052, MVZ 138053, MVZ 138054, MVZ 138055, MVZ 138056, MVZ 138057, MVZ 138058, MVZ 138059, MVZ 138060, MVZ 138114, MVZ 138115, MVZ 138118, MVZ 138119,); [46] Santiago de Chuco, Quiruvilca Lagunas Norte, Callacuyán (7°57'30.816"S, 78°15'36.612"W. MUSM 247458); [47] Santiago de Chuco Quiruvilca Lagunas Norte, río Caballo Moro (parte baja) (8°2'25.188"S, 78°13'52.608"W. MUSM 24742, MUSM 24743, MUSM 24744, MUSM 24745, MUSM 24746, MUSM 24747, MUSM,24748); [48] Santiago de Chuco Mollepata Río Pampas (8°12'10.44"S, 77°56'58.128"W. MUSM 23244, MUSM 23245, MUSM 23246); [49] Santiago de Chuco, Mollepata Río Pampas, Tablachaca (8°12'10.512"S, 77°56'58.236"W. MUSM 23247); ANCASH: [50] Pallasca Conchucos Quebrada Toldobamba (8°14'39.012"S, 77°49'49.26"W. MUSM 23236); [51] Pallasca Conchucos Laguna Llamacocha (8°14'55.32"S, 77°49'1.02"W. MUSM 23230, MUSM 23231); [52] Pallasca Conchucos Quebrada Toldobamba, Vivero Cumbal (8°15'9.756"S, 77°49'43.5"W. MUSM 23237, MUSM 23238, MUSM 23239, MUSM 23240, MUSM 23241, MUSM 23242, MUSM 23243); [53] Pallasca, Conchucos, Quebrada Chalhuacocha, Laguna Magullo Chico (8°15'13.608"S, 77°48'0.036"W. MUSM 23234, MUSM 23235); [54] Pallasca, Conchucos, Buena Vista (8°16'55.056"S, 77°51'6.156"W. MUSM 4531, MUSM 4532 MUSM 4579); [55] Ancash Huari, Tunaspata (9°12'26.017"S, 76°56'42.644"W. MUSM 5578); [56] Huari San Marcos Ayash Pichiu, Ant-09 (9°29'44.952"S, 77°0'55.944"W. MUSM 23924); [57] Huari, San Marcos Ayash Pichiu, Ant-10 (9°30'3.492"S, 77°0'50.94"W. MUSM 23835, MUSM 23844, MUSM 23932, MUSM 24347); HUANUCO: [58] Huacaybamba, Pinra, Pampa Hermoza (8°53'22.992"S, 76°58'23.988"W. MUSM

23002, MUSM 23003); [59] Huamalies Punchao Chinchuragra (9°27'42.012"S, 76°50'3.012"W, MUSM 22888, MUSM 22889, MUSM 22890, MUSM 22891)

***Phyllotis andium* “occidental” (n=140)**

ANCASH: [60] Santa: Cáceres del Perú Colcap (8°58'52.104"S, 78°3'49.212"W.

MUSM 5848, MUSM 5868); [61] Casma Buena Vista Ramcap (9°22'1.2"S, 78°1'58.8"W MUSM 5877, MUSM 5877, MUSM 5876); [62] 1 km N and 12 km E

Pariacoto (9°30'27.468"S, 77°46'26.544"W. MVZ 135748, MVZ 135749, MVZ 135752, MVZ 135754, MVZ 135755, MVZ 135758, MVZ 135759, MVZ 135763, MVZ 135764, MVZ 135765, MVZ 135766); [63] 3 km S and 12 km W Huaras

(9°33'37.512"S, 77°38'33.36"W. MVZ 135740, MVZ 135741, MVZ 135742); [64] 19 mi W Chiquiran (10°9'0"S, 77°27'38.628"W. MVZ 138038, MVZ 138039); [65]

Bolognesi Huayllacayán Chihuip (Buenavista) (10°13'9.264"S, 77°25'45.084"W.

MUSM 4562, MUSM 4563, MUSM 4564, MUSM 4565, MUSM 4585, MUSM 4596, MUSM 4587);[66] Huanchoc (10°14'30.084"S, 77°27'58.32"W. MUSM 5422, MUSM

4334, MUSM 4529, MUSM 4551, MUSM 4553, MUSM 4554, MUSM 4555, MUSM 4556, MUSM 4557, MUSM 4558, MUSM 4559, MUSM 4560, MUSM 4566, MUSM 4568, MUSM 4569, MUSM 4571, MUSM 4575); [67] Pucuhuaillan (10°14'36.924"S,

77°27'12.928"W. MUSM 5412, MUSM 5415, MUSM 5418, MUSM 5419, MUSM

5420); [68] Bolognesi, Huayllacayán, Huailacayan (10°14'38.832"S, 77°26'2.436"W.

MUSM 4518, MUSM 4519, MUSM 4521, MUSM 4522, MUSM 4523, MUSM 4524,

MUSM 4525, MUSM 4526, MUSM 4527, MUSM 4528, MUSM 4595, MUSM 4599,

MUSM 4600, MUSM 4601); [69] Bolognesi Huayllacayán Chihuip Bajo

(10°14'59.064"S, 77°28'21.864"W. MUSM 5864); [70] Bolognesi, Huayllacayán,

Cochas (10°15'2.124"S, 77°27'55.44"W. MUSM 4505, MUSM 4506, MUSM 4509,

MUSM 4517, MUSM 4520, MUSM 4530, MUSM 4544, MUSM 4545, MUSM 4582,

MUSM 5871, MUSM 5869, MUSM 5870); [71] Bolognesi, Huayllacayan, Marcapara (10°15'4.392"S, 77°29'9.42"W MUSM 5874, MUSM 5875, MUSM 5878, MUSM 5879); [72] Bolognesi, Huayllacayán , Huacap (10°15'9.252"S, 77°27'38.808"W. MUSM 4533, MUSM 4534, MUSM 4535, MUSM 4536, MUSM 4537, MUSM 4538, MUSM 4539, MUSM 4540, MUSM 4542, MUSM 4574); [73] Bolognesi Huayllacayán Coriyoc (10°15'15.012"S, 77°28'45.732"W MUSM 4594, MUSM 4577, MUSM 4580, MUSM 4501, MUSM 4502, MUSM 5414, MUSM 5416, MUSM 5417); [74] Bolognesi, Huayllacayán, Cuchupa (10°15'15.012"S, 77°28'46.344"W. MUSM 4567, MUSM 5844); [75] Bolognesi Huayllacayan Yumpe (10°15'30.672"S, 77°28'56.784"W. MUSM 4541, MUSM 4543, MUSM 5845); LIMA: [76] Huaura, Huacho, Lachay (11°21'0"S, 77°22'59.88"W. MUSM 2462, MUSM 5088, MUSM 5205, 5206); [77] Huaral, Atavillos Bajo, Huaral, Huayopampa (11°21'10.944"S, 76°49'23.196"W. MUSM 5244); [78] Canta, San Buenaventura, Canta, Obrajillo (11°27'8.712"S, 76°37'9.372"W. MUSM 5216); [79] Huarochiri, 1 km al N. de San Pedro de Casta (11°45'0"S, 76°35'49.2"W. MUSM 562, MUSM 563, MUSM 564); [80] Huarochiri, San Pedro de Casta (11°45'27.828"S, 76°35'46.5"W. MUSM 554); [81] Huarochiri, San Pedro de Casta, Marcahuasi, Fortaleza (11°46'40.908"S, 76°35'26.304"W. MUSM 555, MUSM 556, MUSM 557, MUSM 558, MUSM 559 MUSM 1290); [82] Zarate, 6 mi E Pueblo San Bartolome (11°53'0"S, 76°27'0"W MVZ: 120044, MVZ 120047, MVZ 120048); [83] Huarochiri, Surco (11°53'4.344"S, 76°26'24.108"W. MUSM 2457); [84] Valle Santa Eulalia (11°54'1.188"S, 76°39'49.644"W. MUSM 1056); [85] Lima, Huarochiri, San Bartolomé, Bosque de Zarate (11°55'51.6"S, 76°28'51.6"W. MUSM 4657, MUSM 4659, MUSM 4660); [86] Huarochiri, Huarochiri (12°8'14.928"S, 76°13'54.984"W. MUSM 544, MUSM 545, MUSM 546, MUSM 547, MUSM 549, MUSM 550, MUSM 551, MUSM 552, MUSM

553); [87] Yauyos, Yaca (12°20'7.944"S, 75°39'28.908"W. MUSM 2461); [88] 5 mi E Yauyos (12°27'0"S, 75°52'33.564"W. MVZ 141369, MVZ 141370, MVZ 141371, MVZ 141372)

***Phyllotis andium* “amazonas” (n=17)**

PERU: AMAZONAS: [89] Rio Utcubamba (5°56'0"S, 77°59'0"W. FMNH 19839); [90] Chachapoyas, Chachapoyas (6°13'0"S, 77°51'0"W. FMNH 19841, FMNH 19842, FMNH 19843, FMNH 19844, FMNH 19845, FMNH 19846, FMNH 19847, FMNH 19848); [91] Chachapoyas (6°13'51.424"S, 77°52'28.326"W. AMNH 73187, AMNH 73188, AMNH 73189); [92] San Pedro (6°36'4.147"S 77°47'59.507"W. AMNH 73190, AMNH 73191, AMNH 73192, AMNH 73193, AMNH 73195)

ABREVIATURAS

A continuación se muestran las abreviaturas usadas en el texto:

AA	:	Ancho del alveolar.
ACO		Ancho del cóndilo occipital.
AFM	:	Ancho de la fosa mesopterigoidea.
AM	:	Ancho del mastoideo.
AMNH:		American Museum of Natural History.
AMR	:	Ancho medio rostral.
AN	:	Ancho de la caja craneana.
APC	:	Análisis de componentes Principales
APC	:	Ancho de la placa cigomática.
AR	:	Ancho del rostro.
AZ	:	Ancho del cigomático.
CIO	:	Constricción interorbital.
FMNH:		Field Museum of Natural History.
LBO	:	Longitud del basioccipital.
LC	:	Longitud de la cola.
LCI	:	Longitud cóndilo incisivo.
LD	:	Longitud del diastema.
LFI	:	Longitud del foramen incisivo.
LFM	:	Longitud de la fosa mesopterigoidea.
LHDM:		Longitud de la hilera dental del maxilar.
LN	:	Longitud del nasal.
LO	:	Longitud de la oreja.
LO	:	Longitud del orbital.

LP	:	Longitud de la pata.
LR	:	Longitud del rostral.
LT	:	Longitud total.
m1	:	1er molar inferior.
M1	:	1er molar superior.
m2	:	2do molar inferior.
M2	:	2do molar superior.
m3	:	3er molar inferior.
M3	:	3er molar superior.
MUSM:		Museo de Historia Natural San Marcos.
MVZ	:	Museum of Vertebrate Zoology.
P	:	Peso.
PC	:	Profundidad del cráneo.
PCP	:	Programa del Control de Peste.
UTO	:	Unidad Taxonómica Operativa.

ANEXO 1 Resumen del análisis multivariado de la varianza realizada a cada una de las UTOs. Valores en negrita representan diferencias significativas (5%)

		<i>Phyllotis andium</i> “sensu stricto”					<i>Phyllotis andium</i> "amazonas"					<i>Phyllotis andium</i> "occidental"				
	Efecto	Valor	F	Gl de la hipótesis	Gl del error	Sig.	Valor	F	Gl de la hipótesis	Gl del error	Sig.	Valor	F	Gl de la hipótesis	Gl del error	Sig.
SEX	Traza de Pillai	0.84	2.16	20.00	8.00	0.13	0.84	0.88	6.00	1.00	0.67	0.30	1.52	20.00	71.00	0.10
	Lambda de Wilks	0.16	2.16	20.00	8.00	0.13	0.16	0.88	6.00	1.00	0.67	0.70	1.52	20.00	71.00	0.10
	Traza de Hotelling	5.40	2.16	20.00	8.00	0.13	5.27	0.88	6.00	1.00	0.67	0.43	1.52	20.00	71.00	0.10
	Raíz mayor de Roy	5.40	2.16	20.00	8.00	0.13	5.27	0.88	6.00	1.00	0.67	0.43	1.52	20.00	71.00	0.10
Edad	Traza de Pillai	1.76	3.37	40.00	18.00	0.00	1.48	0.94	12.00	4.00	0.58	1.20	2.43	60.00	219.00	0.00
	Lambda de Wilks	0.01	4.96	40.00	16.00	0.00	0.02	0.99	12.00	2.00	0.61	0.18	2.73	60.00	212.66	0.00
	Traza de Hotelling	40.23	7.04	40.00	14.00	0.00	23.07	0.00	12.00	0.00	.	2.67	3.09	60.00	209.00	0.00
	Raíz mayor de Roy	36.44	16.40	20.00	9.00	0.00	21.98	7.33	6.00	2.00	0.12	1.90	6.95	20.00	73.00	0.00
SEX * Edad	Traza de Pillai	1.53	1.47	40.00	18.00	0.19	0.76	0.53	6.00	1.00	0.78	0.53	1.29	40.00	144.00	0.14
	Lambda de Wilks	0.03	2.01	40.00	16.00	0.07	0.24	0.53	6.00	1.00	0.78	0.53	1.33	40.00	142.00	0.11
	Traza de Hotelling	15.05	2.63	40.00	14.00	0.03	3.18	0.53	6.00	1.00	0.78	0.78	1.37	40.00	140.00	0.09
	Raíz mayor de Roy	13.55	6.10	20.00	9.00	0.00	3.18	0.53	6.00	1.00	0.78	0.60	2.17	20.00	72.00	0.01

ANEXO 2 Test de Turkey empleado entre diferentes clases de edad por las 20 variables por cada de *Phyllotis andium*. Valores en negrita representa diferencias estadísticas (5%).

Variable	<i>Phyllotis andium</i> "sensu stricto"						<i>Phyllotis andium</i> "amazonas"						<i>Phyllotis andium</i> "occidental"					
	II/III	II/IV	II/V	III/IV	III/V	IV/V	II/III	II/IV	II/V	III/IV	III/V	IV/V	II/III	II/IV	II/V	III/IV	III/V	IV/V
LCI	0.05	0.01	-	0.32	-	-	0.80	0.03	-	0.04	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80
AZ	0.11	0.00	-	0.07	-	-	0.53	0.05	-	0.18	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.47
AN	0.54	0.71	-	0.87	-	-	0.93	0.98	-	0.77	-	-	0.93	0.35	1.00	0.93	0.39	0.95
CIO	0.47	0.29	-	0.86	-	-	0.94	0.99	-	0.94	-	-	0.68	0.98	1.00	0.68	0.17	0.98
LR	0.02	0.01	-	0.78	-	-	0.56	0.23	-	0.75	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.58
LN	0.00	0.00	-	0.64	-	-	0.92	0.06	-	0.06	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.83
AR	0.15	0.29	-	0.72	-	-	0.35	0.07	-	0.48	-	-	0.11	0.00	0.00	0.11	0.00	0.56
AMR	0.03	0.02	-	0.98	-	-	0.63	0.05	-	0.14	-	-	0.11	0.00	0.02	0.11	0.06	0.58
LO	0.01	0.00	-	0.02	-	-	0.52	0.12	-	0.48	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.38
LD	0.06	0.00	-	0.18	-	-	0.87	0.39	-	0.61	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.69
LHDM	1.00	0.86	-	0.68	-	-	0.36	0.89	-	0.40	-	-	0.97	0.00	1.00	0.97	0.00	0.45
LFI	0.03	0.02	-	0.97	-	-	0.91	0.76	-	0.41	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25
AA	0.34	0.10	-	0.49	-	-	0.46	0.12	-	0.54	-	-	0.12	0.00	0.15	0.12	0.00	1.00
ACO	0.77	0.90	-	0.15	-	-	0.18	0.71	-	0.03	-	-	0.73	0.00	0.57	0.73	0.00	1.00
AM	0.91	0.77	-	0.16	-	-	0.70	0.99	-	0.63	-	-	0.97	0.94	1.00	0.97	1.00	1.00
LBO	0.94	0.29	-	0.13	-	-	0.26	0.05	-	0.49	-	-	0.03	0.00	0.02	0.03	0.01	0.84
LFM	0.19	0.31	-	0.82	-	-	0.99	0.79	-	0.64	-	-	0.59	0.01	0.02	0.59	0.01	0.37
AFM	0.09	0.06	-	0.96	-	-	0.63	0.69	-	0.96	-	-	0.89	0.57	0.96	0.89	0.79	1.00
PC	0.64	0.69	-	0.98	-	-	0.87	0.59	-	0.86	-	-	0.06	0.00	0.00	0.06	0.00	0.58
APC	0.00	0.00	-	0.01	-	-	0.03	0.00	-	0.12	-	-	0.00	0.00	0.00	0.00	0.03	0.75

